Kompassorientierung nach dem rotierenden Himmelsmuster bei der Wüstenameise Cataglyphis bicolor

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung
der Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

von
BRUNO CARLO LANFRANCONI
aus Winterthur ZH

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. R. Wehner
Zoologisches Institut der Universität Zürich

Prof. Dr. K. Schmidt-Koenig
Institut für Zoophysiologie der Universität Tübingen

Zürich 1982
Zentralstelle der Studentenschaft

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507207_0060

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

In Dankbarkeit für die selbstlos gewährte
Ausbildung meinen Eltern gewidmet:

Giuliana und Peter Lanfranconi - Friedrich

Herzlich danken möchte ich

Herrn Prof. Dr. Rüdiger Wehner für das persönliche freundschaftliche Arbeitsverhältnis und die vielen Diskussionen, die zur Präzisierung des Themas führten und die Arbeit hilfreich begleiteten, ebenso für die sorgfältige Durchsicht des Manuskriptes und für die Photos (Bild 2, 9, 11 und 12),

Frau Regula Schmid-Hempel, Herrn Abdelmegid Chelbi, Herrn Antonello Boverio, Herrn Karl Fent, Herrn Mohamed Ali Gorsamme, Herrn Samuel Rossel und Herrn Paul Schmid für unentbehrliche Hilfe bei der Feldarbeit,

Herrn Robert Sulzer für die solide Ausführung der Versuchsapparaturen,

der Sternwarte München für die Berechnung von Sonnendaten,

dem Astronomischen Institut der Universität Bern für die Berechnung von Monddaten, und ganz speziell

meiner Lebensgefährtin Carmela Baumgartner für die gemeinsam in Maharès verbrachte Zeit und für die geduldige Aufzeichnung Hunderter von Protokollen. Ihre freundliche Zuneigung gewann uns die schaulustigen Kinder zu kleinen Freunden und bewahrte uns damit auf natürlichste Weise vor Störefrieden.

Die Arbeit wurde vom Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung finanziell unterstützt (Kreditnummer 3.313.78).

INHALTSVERZEICHNIS

I	EINLEITUNG	8
1	Orientierungsleistungen, ein kurzer Ueberblick	8
2	Problemstellung	11
3	Versuchstiere: Sozialverhalten und Orientierung	13
4	Die scheinbare Bewegung der Sonne	18
5	Das Polarisationsmuster	22
6	Kompensationsmöglichkeiten	25
II	MATERIAL UND METHODE	29
1	Versuchsprinzip	29
2	Ort und Zeit	29
3	Dressur und Testlauf	29
4	Apparaturen	33
4.1	Abschirmung der Sonne	33
4.2	Abschirmung des Polarisationsmusters	35
4.3	Spiegelung der Sonne	35
4.4	Andere Punktlichtquellen	37
4.5	Künstlich polarisierte Himmelsausschnitte	37
5	Auswertung der Laufprotokolle	38
6	Messungen, Statistik und Darstellungsweise	41
7	Verzeichnis der Versuchsserien	44
III	ERGEBNISSE	45
1	Kompensation der Sonnenbewegung	45
1.1	Kontrollversuche	45
1.1.1	Laufverhalten bei abgeschirmter Sonne	45
1.1.2	Orientierung nach kurzen Haftzeiten	51
1.2	Bedeutung der Sonnenhöhe	60
1.3	Verrechnungsgenauigkeit der täglichen Sonnenbewegung	63
1.3.1	Kompensation einer einstündigen Haftzeit	63
1.3.2	Kompensation längerer Haftzeiten	70
1.4	Orientierung zur Nachtzeit	72
1.4.1	Orientierung nach einer künstlichen Lichtquelle	72
1.4.2	Orientierung bei Vollmond	82

2	Kompensation der Polarisationsmusterbewegung	85
2.1	Orientierung nach einem künstlichen Musterausschnitt	85
2.2	Orientierung nach dem ganzen Himmelsmuster	91
3	Jahreszeitliche Variation der Sonnenbewegung	97
4	Quantitative Aspekte der Kompensationsmessungen	100
4.1	Homogenität der Stichproben	100
4.2	Vergleich der Kompensation bei unterschiedlich langen Haftzeiten	102
5	Zeitsinn	105
5.1	Verschiebung des Hell-Dunkel-Rhythmus	105
5.2	Unterkühlung	112
6	Versuchsbedingungen und Orientierungsgenauigkeit	113
IV	DISKUSSION	117
1	Herkunft der subjektiven Sonnenazimutkurve	117
2	Der Himmelskompass bei anderen Tieren	122
2.1	Angeborene und individuell zu erlernende Komponenten	122
2.2	Bezugsgrössen	124
2.3	Der Kompensationsmechanismus als Rhythmus	127
2.4	Erklärungsversuche und Probleme	128
3	Identifikation und Bewertung der Bezugsreize	136
4	Der Phototaxiseffekt	138
V	ZUSAMMENFASSUNG	141
VI	ANHANG	143
1	Berechnung von Azimut und Elevation der Sonne	143
2	Berechnung der Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne	145
3	Berechnung von Azimutdifferenzkurven	145
VII	LITERATUR	146

I EINLEITUNG

1 Orientierungsleistungen, ein kurzer Ueberblick

Frei bewegliche Lebewesen kontrollieren die Lage ihres Körpers zur Umgebung und bewegen sich gerichtet zwischen bestimmten Raumpunkten wie Brutstätten, Futterplätzen, Paarungsplätzen usw., die unter Umständen Tausende von Kilometern voneinander entfernt liegen. Die subjektive raumzeitliche Ordnung, in der sie ihre Bewegungen planen und kontrollieren, ist nicht zugänglich. Von der menschlichen Erfahrung her würde man annehmen, dass sie (im Gegensatz zu mathematischen Räumen) in der vom Standort des Organismus abhängigen Gliederung in Nah und Fern, Oben und Unten, Vorne und Hinten, Links und Rechts, Vorher und Nachher besteht. Prüfbar ist, von welcher Art Umweltreizen die verschiedenen Organismen für ihre Raumorientierung Gebrauch machen. Zwei Typen sind zu unterscheiden:

Produkte ferner Reizquellen bilden lokal so homogene Reizfelder, dass sie lediglich eine Richtung im Raume festlegen. Hierher gehören u. a. Schwerkraft, Erdmagnetfeld und direktes Sonnenlicht. Sie eignen sich besonders zur Ausrichtung körperzentrierter Koordinatensysteme, also zur Einstellung der Normallage, aber auch zur Kontrolle eines geraden Kurses (Kompassorientierung).

Inhomogene Reizfelder können indirekt ebenfalls von fernen Reizquellen stammen wie das von der näheren Umgebung reflektierte Licht; sie können aber auch von nahen Objekten selbst ausgehen (Gerüche oder "Wärmebilder", die nachtaktive Wüstenschlangen von ihren Beutetieren wahrnehmen) oder von sich orientierenden Tieren selbst erzeugt werden (Schallbilder, elektrische Felder). Inhomogene Reizfelder ermöglichen die genaue Lokalisation von Raumpunkten, weil sie sich schon bei kleinen Ortsverschiebungen wahrnehmbar ändern. Das optische Bild naher Geländestrukturen (Landmarken) unterliegt bei translatorischen Bewegungen eines sich orientierenden Tieres parallaktischen Verschiebungen. Jedem Raumpunkt ist deshalb ein charakteristisches "Panoramabild" zugeordnet. Wird dieses memoriert, kann der Ort wiedererkannt werden.

Eine Kontrolle der Eigenbewegung ist auch ohne äussere Bezugsreize möglich, entweder über die Verrechnung von Gelenk- und Muskelbewegungen, welche von endogenen Rezeptoren gemessen werden, oder direkt über Efferenzkopien (Duplikate zentralnervöser Befehle an die ausführenden Organe). Die Trichterspinne Agelena labyrinthica ist fähig, von einem beliebigen Ort ihres Netzes aus, auch wenn sie über Umwege dorthin gelockt wurde, auf geradem Weg zu ihrem Schlupfwinkel zurückzukehren, selbst wenn ihr keine dazu geeigneten äusseren Bezugsreize zur Verfügung stehen (Görner 1958). Solche Beispiele sind allerdings recht selten. Von äusseren Richtungsreizen abgeschnitten, beginnen sich Tiere früher oder später im Kreise zu bewegen. Die funktionelle Symmetrie paarig angelegter Flossen, Flügel oder Beine ist offenbar zu wenig vollkommen, um ihre Träger auf einem geraden Kurs zu halten. In den meisten Fällen werden gerichtete Bewegungen über die Kombination von inneren und äusseren Informationen kontrolliert.
Ziele ausserhalb des direkten Sinnesbereiches können z. B. über memorierte Landmarkenfolgen angesteuert werden. Bienen finden aber auch Futterplätze, die sie noch nie besucht haben. Es genügt, wenn ihnen fündige Kolleginnen Richtung und Distanz zum Ziel mitteilen. Landmarken können ihnen auf dem ersten Hinweg noch nicht als Wegweiser dienen. In solchen Situationen kontrollieren sie ihre Flugrichtung anhand des Sonnenstandes. Wie vielfach diskutiert, könnten sie die Distanzen über den Energieverbrauch messen (v. Frisch 1965). Der "Sonnenkompass" dient ihnen dabei nur zur Kontrolle ihrer rotatorischen Bewegungen in der Horizontebene.
Die räumliche Beziehung unterwegs erreichter Orte zum Ausgangspunkt muss über eine Integrierung aller translatorischen und rotatorischen Bewegungen bestimmt (Vektorintegration) und den erhaltenen Sollgrössen angenähert werden. Ueber die Vektorintegration des zurückgelegten Weges können Bienen auch Ziele finden, wenn sie unterwegs Hindernisse zu umfliegen haben, zudem liefert sie die Sollgrössen für den Rückweg.
Die Trichterspinne erbringt die beschriebene Orientierungsleistung ebenfalls über eine Vektorintegration. Normalerweise stüt-

zen sich aber Vektorintegrationsmechanismen auf eine Kompass-Kurskontrolle, wie es die Bienen demonstrieren. Vektorintegration geschieht in körperzentrierten Koordinatensystemen. Sie führt unweigerlich zu falschen Werten, wenn passiv erlittene Ortsverschiebungen nicht einkalkuliert werden können. Auch bei weiträumigen Wanderungen müssen sich Fehler einschleichen, da die Vektororientierung als 2-dimensionales System der Kugelgestalt der Erde nicht gerecht wird.
Orientierungsleistungen, die sich nicht durch Vektorintegrationsmechanismen erklären lassen, finden sich vor allem bei migrierenden Tieren. Sie lassen sich mit einem Versetzungsversuch nachweisen, wie er schematisch in Bild 1 wiedergegeben ist.

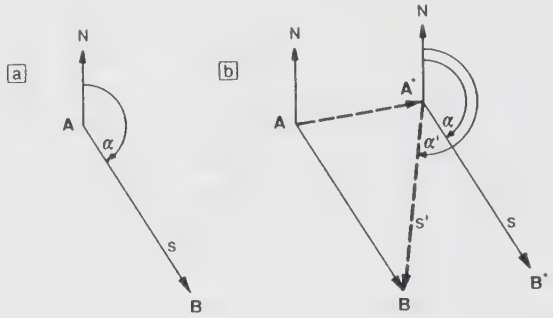


Bild 1: Schema eines Versetzungsversuches (Erläuterung im Text).

Teilbild a stellt die Route eines Vogelzuges dar. A sei das Brutgebiet, B das Wintergebiet. Das Ziel (B) kann durch den Winkel α (hier willkürlich auf die Referenzrichtung "Norden" bezogen) und die Distanz s definiert werden. Bei A gefangene und an einem ihnen unbekannten Ort A* (Teilbild b) freigelassene Vögel müssten, vektororientiert nach den Grössen α und s, auf einem zur Zugroute parallelverschobenen Kurs Nach B* gelangen. Erfahrene Vögel fliegen aber direkt den richtigen Zielort (B) an. Dazu müssen sie zunächst ihre neue Position A* und dann die neuen Koordinaten des Zielortes (α', s') bestimmt haben. Der Rest des Problems ist dann

wieder mit der Vektororientierung lösbar. Die Fähigkeit, ein Ziel von einem beliebigen Ort auf der Erdoberfläche aus ansteuern zu können, wird Zielorientierung, manchmal auch Navigation i. e. S. genannt. Jahrzehntelange Untersuchungen vorwiegend mit der domestizierten und auf hohe Orientierungsleistungen selektionierten Brieftaube haben das eigentliche Rätsel der Zielorientierung, die Positionsbestimmung, noch nicht lösen können. Sie setzt voraus, dass mindestens erdgebundene Koordinatensysteme gelesen werden können. Theoretisch reicht ein Koordinatensystem aus, das von 2 erdumspannenden Gradientenfeldern gebildet wird, sofern sie so angeordnet sind, dass ihre Feldgrössen für jeden Ort der Erdoberfläche ein spezifisches Wertepaar liefern. Noch ist aber unklar, welche physikalischen Parameter zur Positionsbestimmung benützt werden.

2 Problemstellung

Santschi (1911) bewies als erster, dass Tiere Gestirne zur Kompassorientierung verwenden können. Er beschattete zum Nest zurückkehrende Ameisen und spiegelte ihnen zugleich die Sonne um 180°. Darauf kehrten sie ihre Laufrichtung sofort um. Dieser (unterdessen oft wiederholte) Spiegelversuch gelang aber keineswegs jedesmal, auch nicht, wenn er den Ameisen jegliche Sicht auf die Umgebung nahm. Santschi schloss daraus, dass Ameisen am blauen Himmel Lichterscheinungen wahrnehmen können, nach denen sie ihre Richtung genauso wie nach der Sonne finden können. Die physikalische Natur dieser für uns unsichtbaren Himmelsmuster blieb ihm aber verborgen. Erst v. Frisch (1948) entdeckte, dass Bienen das Polarisationsmuster des Himmels wahrnehmen können. Diese Fähigkeit erwies sich dann als im Tierreich weit verbreitet (Eine Zusammenstellung gibt v. Frisch 1965). Wirbeltiere können zwar das Polarisationsmuster nicht sehen, doch verfügen viele Arten ebenfalls über einen Sonnenkompass.

Sollte der Himmelskompass zu mehr als nur einer kurzfristigen Kurskontrolle dienen, bringt er im Gegensatz etwa zu einem Magnetkompass eine wesentliche Komplikation mit sich. Während das

Erdmagnetfeld jederzeit eine fixe Referenzrichtung abgibt, verschiebt sich die durch den Sonnenstand ausgezeichnete Raumrichtung ständig. Soll also nach der Sonne längerfristig ein konstanter Kompasskurs gesteuert werden, muss ihre Bewegung kompensiert, d. h. der Kurswinkel, der gegenüber der Sonne einzuhalten ist, muss fortlaufend korrigiert werden. Dazu muss die Gesetzmässigkeit der Sonnenbewegung bekannt sein. Schon Santschi (1923) fragte sich, ob Ameisen zur Kompensation fähig seien, erhielt aber keine eindeutigen Resultate. Wiederum war es v. Frisch (1950), der diese Fähigkeit als erster (bei Bienen) nachwies. Ohne dieses Ergebnis zu kennen, konnte Kramer (1950) dasselbe für Zugvögel bestätigen. Auch die Kompensationsfähigkeit hat sich durch unzählige Arbeiten als weit verbreitet erwiesen und viele Autoren (z. B. Chovnick 1960, v. Frisch 1965, Keeton 1974, Mittelstaedt 1962, Schmidt-Koenig 1979, Schöne 1980) nehmen an, dass die Sonnenbewegung exakt kompensiert wird, obwohl der Sonnenstand in komplizierter Weise von der Tageszeit, der Jahreszeit und der geographischen Breite abhängt. Die sorgfältigsten Arbeiten (Beier & Lindauer 1970, Brämer & Schwassmann 1963, Edrich 1981, Meder 1958, New & New 1962, Papi, Serretti & Parrini 1957, Renner 1959, Schmidt-Koenig 1963) vermögen aber bestenfalls nachzuweisen, dass die Kompensation nicht auf einer einfachen Ausmittelung der Sonnenbewegung beruht. Gould (1980) vermutet sogar, dass der Kompensationsmechanismus der Bienen gar nicht ein eigentliches Modell der Sonnenbewegung darstellt, sondern dass diese Tiere lediglich die zuletzt festgestellte Sonnengeschwindigkeit extrapolieren. Mittelstaedt (1962) schlägt ein Kompensationsmodell vor, das theoretisch eine exakte Kompensation erlaubt. Es basiert aber auf Annahmen, die experimentell nicht bestätigt sind (vgl. Kap. IV.2.4). Die vorliegenden Befunde schliessen zudem nicht aus, dass die verschiedenen Organismen, ihren unterschiedlichen Orientierungsbedürfnissen entsprechend, unterschiedliche Kompensationsmechanismen entwickelt haben (vgl. Kap. IV.2).

Auch der Himmelskompass gibt deshalb noch einige Rätsel auf. In der vorliegenden Arbeit wird versucht, den bei der Wüstenameise

Cataglyphis bicolor verwirklichten Kompensationsmechanismus näher zu bestimmen.

Zurückgelegte Wege wirken recht wunderlich, wenn sich rückblickend direktere zeigen. Trotzdem habe ich eine einigermassen chronologische Darstellung gewählt, in der Hoffnung, sie unterhalte den Leser etwas angenehmer als eine bündige Angabe der endgültigen Resultate, auch wenn sich einige Ueberlegungen und Versuche als unnötig erweisen werden.

3 Versuchstiere: Sozialverhalten und Orientierung

Die Wüstenameise Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera) (Bild 2, S. 14) findet sich in den Halbwüsten rund um die Sahara, im Balkan und im nahen Orient bis in die Steppengebiete Vorderindiens. Kopf und Thorax sind rötlich-braun, der übrige Körper glänzend schwarz. Auffällig sind die langen, schlanken Beine und der steil aufgerichtet getragene Gaster. Cataglyphis läuft sehr schnell (6-10 m/min) in kurzen, immer wieder unterbrochenen Laufabschnitten. Ihre Völker sind vergleichsweise klein: mehrere hundert bis wenige tausend Individuen (Harkness & Wehner 1977). Ein einzelnes Volk legt oft mehrere, kolonieartig beieinanderliegende Nester an, zwischen denen reger Verkehr herrscht. Oberflächlich ist nur der von einem flachen Wall umgebene, etwa daumendicke Eingang zu sehen. Das Aushubmaterial zeigt eine charakteristische Korngrösse, welche durch die Tragweise des Materials zwischen den Mandibeln bedingt ist. Die oberflächennahen Kammern enthalten Futtervorräte. Darunter werden winzige, weisse Eier, längliche, kaum bewegliche Larven und braune Puppen von Arbeiterinnen in die jeweils klimatisch günstigsten Kammern getragen, gefüttert und gepflegt. In den tiefsten Kammern, 50 - 80 cm unter der Oberfläche hält sich die Königin auf. Sie ist kaum von grösseren Arbeiterinnen zu unterscheiden, nur ihr Thorax ist voluminöser, da er einmal den Flugmuskeln Raum bot, welche die nach der Begattung abgeworfenen Flügel bedienten. Die Kaste der Arbeiterinnen scheint nicht weiter gegliedert. Wie bei der Honigbiene übernehmen die einzelnen Individuen im Laufe ihres Lebens verschiedene Arbeiten. Futter (tote Arthropoden, Früchte und Pflanzensäfte) wird nur

tagsüber und in den warmen Jahreszeiten eingetragen.

Die Mehrheit der gegen 10 000 Ameisenarten legt eigentliche Duftstrassen an, die einerseits den Nestgenossen den Weg zum Futter weisen, andererseits als "Ariadne-Faden" den Rückweg zum Nest markieren. Cataglyphis-Arbeiterinnen dagegen gehen einzeln auf Futtersuche und orientieren sich dabei vorwiegend optisch. In Ausnahmesituationen wird auch die Windrichtung zur Orientierung herangezogen (Wehner & Duelli 1971). Eine einzelne Arbeiterin bevorzugt in der Regel über längere Zeit eine bestimmte Auslaufsrichtung. Futtersuchläufe dauern je nach Futterangebot wenige Minuten bis über 2 Stunden. Dabei entfernen sich die Tiere in verwinkelten Suchschleifen bis zu 50 m, ausnahmsweise bis über 100 m vom Nest. Auf Beute gestossen, brauchen sie nicht etwa alle auf dem Hinweg ausgeführten Umwege rückwärts abzulaufen, sondern sie marschieren auf direktem Weg zum Nest zurück. Dazu stehen ihnen zwei Orientierungsmechanismen zur Verfügung, die Landmarken- und eine Vektororientierung, die sich auf den Himmelskompass (Sonne und Polarisationsmuster) stützt. Welcher der beiden Mechanismen in einem bestimmten Fall angewandt wird, kann durch ein-

Bild 2: Cataglyphis-Arbeiterin beim Verlassen des Nestes.

fache Versetzungsversuche, wie sie Wehner (1968) durchführte, festgestellt werden. Er fing Futter eintragende Tiere auf dem Heimweg, etwa 1 m vor dem Nest und versetzte sie auf die gegenüberliegende Seite. Weniger als 10 m vom Nest entfernt freigelassen, liefen die meisten zum Nest. Weiter weg versetzte Tiere liefen dagegen genau vom Nest weg in der Himmelsrichtung, die vom Fangort aus zum Nest geführt hätte. Die Geländekenntnis von Cataglyphis beschränkt sich also ausserhalb des individuellen Auslaufssektors auf eine kleine Region um das Nest. Ausserhalb des vertrauten Gebietes wird der Laufkurs anhand der Himmelsparameter kontrolliert. Eine in unbekanntem Gelände erlittene, passive Versetzung kann nicht festgestellt und mitverrechnet werden. Die Ameisen verhalten sich so, als ob sie noch am Fangort wären und wählen damit objektiv eine falsche Richtung. Sie führen also keine Ziel-, sondern eine reine Vektororientierung aus.

Auf den ersten Blick mag erstaunen, dass der Himmelsorientierung bei diesem Insekt mit seinem relativ kleinen Aktionsradius eine so grosse Bedeutung zukommt. Oft bilden aber kahle Sandflächen oder niedere, homogene Vegetation die Umgebung des Nestes, ein Gelände, das für die Landmarkenorientierung einer Ameise von etwa 1,5 cm Körperlänge so ungeeignet sein dürfte wie eine Wüste oder überkopfhohe Vegetation für den Menschen. Zu bedenken ist zusätzlich, dass das Nervensystem eines Insektes kein dem menschlichen vergleichbar detailliertes und abstrahiertes Bild der Umwelt aufzubauen vermag und deshalb spezielle Probleme wie die Landmarkenorientierung mit einfacheren Mechanismen lösen muss. Der Mensch macht sich mit seiner Umgebung vertraut, indem er aus ihren Strukturen Objekte so konstituiert, dass sie sich aus verschiedenen Richtungen und Distanzen eindeutig identifizieren lassen. Dann braucht nur noch ihre räumliche Ordnung erinnert zu werden. Die abstrahierende Vorarbeit geschieht normalerweise unbewusst, so dass die Orientierung im einmal "dingfest" gemachten Raum einfach erscheint. Bei Insekten konnte bisher nur in wenigen Fällen eine echte Abstraktionsleistung (im Sinne einer Invariantenbildung) nachgewiesen werden. Bienen, z. B., lassen

sich nicht nur auf die Absolutgrösse einer Kreisscheibe, sondern auch auf deren relative Grösse, d. h. auf die Relation "kleiner-grösser" dressieren (Wehner 1979). Versuche mit künstlichen Landmarken zeigen aber, dass sich Cataglyphis bei der Lokalisation eines Raumpunktes, in diesem Fall des Nesteinganges, "ganz konkreter, retinaler Suchbilder bedient (2 schwarze Marken bestimmter Höhe und in bestimmtem Winkelabstand) und keine generellen Regeln anwendet (wie z. B.: in der Mitte zwischen 2 gleich hohen Marken)" (Wehner & Räber 1979). Man muss sich folglich vorstellen, dass Cataglyphis durchlaufene Folgen von Panoramabildern memoriert und sie auf dem Rückweg in umgekehrter Reihenfolge, durch Benützung der parallaktischen Verschiebungen wieder aufsucht. Die grosse Verrechnungs- und Speicherkapazität, die eine derartige Landmarkenorientierung erfordert, dürfte zu ihrer beschränkten Leistungsfähigkeit beitragen. Gemessen am neuronalen Aufwand erscheint die Vektororientierung viel eleganter. Die fortlaufende Integrierung der ausgeführten Bewegungen liefert sofort die zum aktuellen Standort gehörenden Sollgrössen des Rückweges (Luftlinienrichtung und Distanz zum Nest). Die Rückweggrössen durchlaufener Positionen können fortlaufend gelöscht werden. Ein Nachteil der Vektororientierung besteht darin, dass eine Fehlerkontrolle unterwegs unmöglich ist. Fehler durch passive Verfrachtung (starke Windstösse können die hochbeinigen Tiere mitunter um mehrere Meter versetzen) oder bei der Ausmessung der Eigenbewegungen bleiben im System erhalten. Trotzdem gehen kaum je Tiere verloren. Auch nach langen, verwinkelten Ausläufen liefert die Vektorintegration erstaunlich exakte Sollwerte, welche die Tiere in unmittelbare Nähe des Nestes führen, wo spätestens bekannte Landmarken weiterhelfen. Selbst wenn "beide Stricke reissen", sind die Ameisen keineswegs hilflos. Experimentell versetzte Tiere laufen zunächst den durch die Sollwerte definierten, hypothetischen Nestort an und suchen dann nicht zufällig, sondern mit einer den Verhältnissen gut angepassten Strategie die Umgebung ab (Wehner & Srinivasan 1981). Die Kontrolle der ausgeführten Suchmuster geschieht wiederum über Vektorintegration. Dieser Mecha-

nismus arbeitet dabei so exakt, dass die Suchläufe auch nach einstündigen Suchzeiten noch um den hypothetischen Nestort zentriert bleiben. Seine physiologischen Grundlagen sind bei Cataglyphis noch unbekannt.[1]

Für die Untersuchung optischer Orientierungsleistungen ist Cataglyphis vorzüglich geeignet, nicht nur, weil ihr eine Duftorientierung fehlt, sondern auch weil sie sich leicht dressieren lässt und sich äusserst präzis orientiert. Zudem lassen sich ihre Läufe mit geringem technischen Aufwand registrieren.

---

[1] Nach einem Experiment von Jander (1957) scheint die Waldameise Formica rufa die Luftlinienrichtung eines gewundenen Laufes rein optisch zu bestimmen, indem sie die zur Lichtrichtung oder Landmarken eingehaltenen Winkel über die Zeit integriert und über die Gesamtlaufzeit mittelt. Auf die Wahrnehmung der körpereigenen Bewegungsfolge (kinästhetischer Sinn) ist sie offenbar nicht angewiesen. Ein so einfacher Vektorintegrationsmechanismus kann allerdings nur funktionieren, wenn die Ameisen mit konstanter Geschwindigkeit laufen. Nur dann entspricht die zu einem bestimmten Laufwinkel gehörige Reizzeit unmittelbar der zurückgelegten Strecke. Bei Cataglyphis ist diese Voraussetzung nicht gegeben.

4 Die scheinbare Bewegung der Sonne

Die folgenden 2 Abschnitte dienen der Beschreibung der Sonnenbahn und der physikalischen Parameter des blauen Himmelslichtes. Danach können das Kompensationsproblem präzisiert und theoretisch mögliche Lösungen hergeleitet werden.

Die scheinbare Bewegung der Sonne ergibt sich aus der täglichen Drehung der Erde um ihre Achse und ihrer in einem Jahr vollzogenen elliptischen Bewegung um die Sonne. Bild 3 zeigt die Verhältnisse zur Zeit der Sommersonnenwende, am 21. 6.

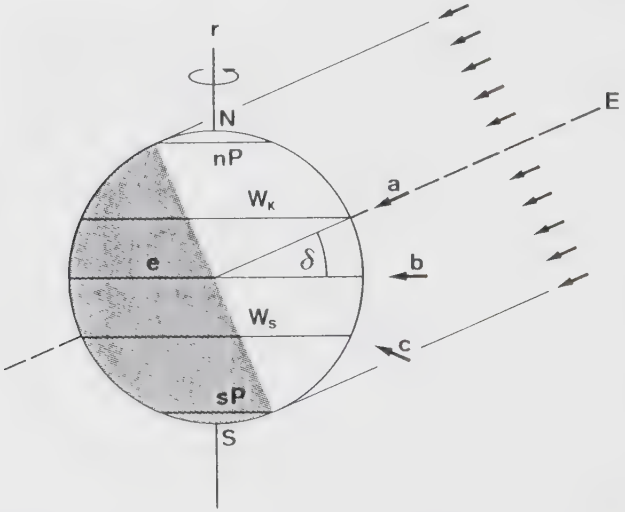


Bild 3: Sonnenbestrahlung der Erde. E, Erdbahnebene; r, Rotationsachse der Erde; e, Erdäquator; N, Nordpol; S, Südpol; nP, nördlicher Polarkreis; sP, südlicher Polarkreis; W_K, Wendekreis des Krebses; W_S, Wendekreis des Steinbocks; δ, Deklination der Sonne; a, Einfallsrichtung des Sonnenlichtes zur Zeit der Sommersonnenwende (21. 6., $\delta = +23{,}5^\circ$); b, bei Tag und Nacht-Gleiche (21. 3. und 23. 9., $\delta = 0^\circ$); c, zur Zeit der Wintersonnenwende (21. 12., $\delta = -23{,}5^\circ$).

Während die Sonne, von der Nordhalbkugel aus besehen, ihren Höchststand erreicht hat und innerhalb des nördlichen Polarkreises 24 Stunden nicht untergeht, ist auf der Südhalbkugel Winter. Im

Gebiet innerhalb des südlichen Polarkreises herrscht die Polarnacht. Sechs Monate später ist es umgekehrt. Bei Tag und Nacht-Gleiche fallen die Sonnenstrahlen senkrecht zur Erdachse ein. Der Winkel δ, die Deklination der Sonne gibt die Einfallsrichtung des Sonnenlichtes bezüglich der Aequatorebene an. Die Neigung der Erdachse zur Erdbahnebene bleibt über Jahr weitgehend stabil, bei $66{,}5^{\circ}$. Die Deklination ändert sich deshalb nur mit der Position der Erde auf ihrer Umlaufbahn, was zum regelmässigen Wechsel der Jahreszeiten führt.

Cataglyphis lebt sicher in einem geozentrischen Weltbild. Zur Beschreibung der Sonnenbahn, wie sie ihr von ihrem festen Standort auf der Erdoberfläche aus erscheint, eignet sich deshalb ein Horizontsystem, wie es Bild 4 darstellt. Darin wird die Erde als ruhend und die Sonne als bewegt gedacht. Mittelpunkt des Systems ist der Standort des Beobachters. Eingetragen ist die Sonnenbahn

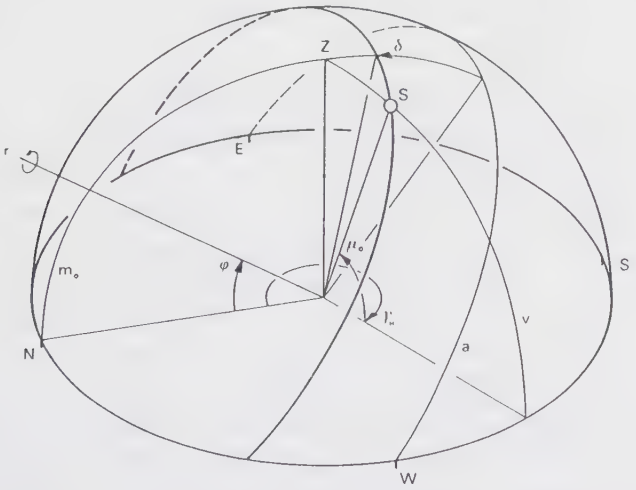


Bild 4: Sonnenbahn am Versuchsort zur Zeit der Sommersonnenwende. Die Sonne erreicht an diesem Tag ihre grösste Deklination und damit die höchste am Versuchsort zu beobachtende Elevation ($\mu_0 = 78{,}9^{\circ}$). S, Sonne; Z, Zenit; a, Himmelsäquator; m_0, Nullmeridian; r, Rotationsachse der Erde; v, Sonnenvertikal; γ_H, Sonnenazimut; φ, Höhe des Himmelnordpols. Sie entspricht der geogr. Breite des Beobachtungsortes.

zur Zeit der Sommersonnenwende, wie sie am Versuchsort (vgl. Kap. II.2) erscheint. Als Nullmeridian dient der Grosskreis des Himmels, der durch den Zenit und den geographischen Nordpunkt geht, also senkrecht zum Horizont des Beobachters steht. Der Sonnenstand wird mit 2 Winkeln festgelegt:

(1) γ_H, das Sonnenazimut bezeichnet die Himmelsrichtung, in der die Sonne steht, der Winkel in der Horizontebene zwischen Nullmeridian und Sonnenvertikal. Er wird im Uhrzeigersinn von 0° - 360° gezählt.

(2) μ_o, die Sonnenelevation beschreibt die Höhe der Sonne über Horizont.

Azimut und Elevation der Sonne sind von 3 Grössen abhängig:

(1) von der Deklination der Sonne (δ), welche mit der Jahreszeit variiert.

(2) von der geographischen Breite des Beobachters (φ).

(3) von der Tageszeit (t).

Formeln zur Berechnung von Azimut und Elevation der Sonne finden sich im Anhang.

In ihrer Bahnebene gemessen, bewegt sich die Sonne mit der gleichförmigen Geschwindigkeit von 15°/h. Für die Kompassorientierung entscheidend ist aber die Aenderungsrate ihres Azimutes, die Azimutwinkelgeschwindigkeit (θ). Diese kann sich mit der Tages- und Jahreszeit sowie der geographischen Breite des Beobachters erheblich ändern. In Aequatornähe sind die Schwankungen am grössten und nehmen gegen die beiden Erdpole hin ab. Eine konstante Azimutwinkelgeschwindigkeit ist nur von den beiden Polen aus zu sehen, wo die Sonne eine horizontparallele Bahn beschreibt. Bild 5 zeigt den Tagesgang der 3 Grössen: Azimut, Elevation und Azimutwinkelgeschwindigkeit für die in Bild 4 dargestellte Sonnenbahn. Ein Vergleich der beiden Bilder zeigt, dass die Azimutwinkelgeschwindigkeit morgens und abends, bei niederen Elevationen und (auf den Horizont bezogen) steiler Sonnenbahn gering ist. Die grössten Werte erreicht sie über die Mittagsstunden, wenn die Sonne hoch steht und sich praktisch horizontparallel bewegt. Zur Sommersonnenwende schwankt die Azimutwinkelgeschwindigkeit am Versuchsort maximal (zwischen $7{,}3^\circ$ und $71{,}6^\circ$/h).

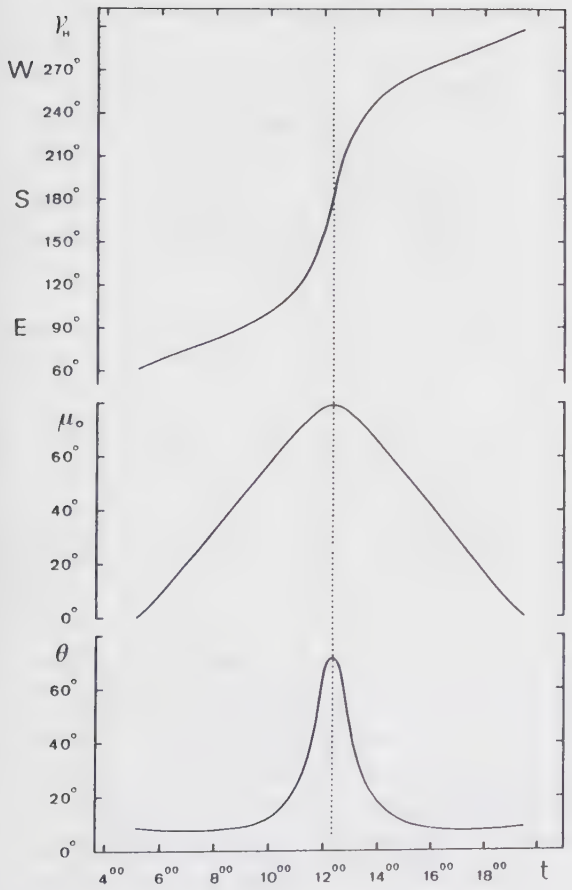


Bild 5: Azimut (γ_H), Elevation (μ_o) und Azimutwinkelgeschwindigkeit (θ) der Sonne am Versuchsort, aufgetragen gegen mitteleuropäische Zonenzeit. Als Beispiel sind die Daten für den 21. 6. dargestellt, entsprechen also den Bildern 3 und 4.

Das Integral der Azimutwinkelgeschwindigkeitskurve, die Azimutkurve erhält dementsprechend eine stark sigmoide Form. Ihr Extremfall, eine rechtwinklige Treppenkurve ist nur innerhalb der beiden Wendekreise und an Tagen zu beobachten, an denen die Sonne im Zenit kulminiert. Sie steht dann den ganzen Morgen über genau im Osten. Nach der Kulmination steht sie plötzlich im Westen, wo sie wieder bis zum Untergang verharrt.

Die Bewegungsrichtung der Sonne ist ebenfalls vom Standort des Beobachters abhängig. Nördlich vom Wendekreis des Krebses bewegt sie sich das ganze Jahr über im Uhrzeigersinn. Sie steigt in

östlicher Richtung auf, kulminiert mittags im Süden und geht im Westen unter. Nachts erreicht sie über Norden wieder den Aufgangspunkt. Südlich vom Wendekreis des Steinbocks bewegt sie sich immer im Gegenuhrzeigersinn. Zwischen den Wendekreisen ändert sich die Bewegungsrichtung zweimal pro Tag und Jahr: Entweder läuft die Sonne tagsüber im Gegenuhrzeigersinn, von Osten über Norden nach Westen und nachts im Uhrzeigersinn, wiederum über Norden zurück, oder tagsüber im Uhrzeigersinn über Süden und nachts im Gegenuhrzeigersinn wieder über Süden zurück.

5 Das Polarisationsmuster

Die Sonne strahlt unpolarisiertes Licht ab, d. h. die elektrischen Komponenten der einzelnen Lichtquanten (E-Vektoren), die in der Transversalebene zur Ausbreitungsrichtung des Lichtes schwingen, nehmen alle darin möglichen Richtungen gleich häufig ein. Bild 6 zeigt die Polarisierung des Lichtes in der Atmosphäre. Unpolarisiertes Licht ist durch zwei gleich lange Doppelpfeile in x- und y-Richtung dargestellt. Bei der Streuung des Lichtes in der Atmosphäre werden Lichtquanten, deren E-Vektoren in der Streuebene (S) schwingen (y-Richtung), am häufigsten absorbiert. Das von einer bestimmten Himmelsstelle her beim Beobachter (B) eintreffende Licht weist deshalb einen erhöhten Anteil an ungefähr senkrecht zur Streuebene (x-Richtung) schwingenden E-Vektoren auf. Solches Licht wird als partiell linear polarisiert bezeichnet. Der Polarisationsgrad ist definiert als das Verhältnis der Intensität der polarisierten Komponente zur Gesamtintensität des Lichtbündels. Er hängt vom Streuwinkel (α), von den optischen Eigenschaften der Atmosphäre und von der Wellenlänge des Lichtes ab. Das Licht einer Himmelsstelle kann durch drei Grössen charakterisiert werden: dominierende E-Vektor-Richtung, Polarisationsgrad und Gesamtintensität. Alle drei Parameter bilden ein vom Sonnenstand und vom betrachteten Spektralbereich abhängiges Muster aus. Einem geeigneten Auge bietet sich zusätzlich ein ebenfalls vom Sonnenstand abhängiges Farbmuster, da Licht verschiedener Wellenlängen unterschiedlich gestreut wird. Coulson, Dave &

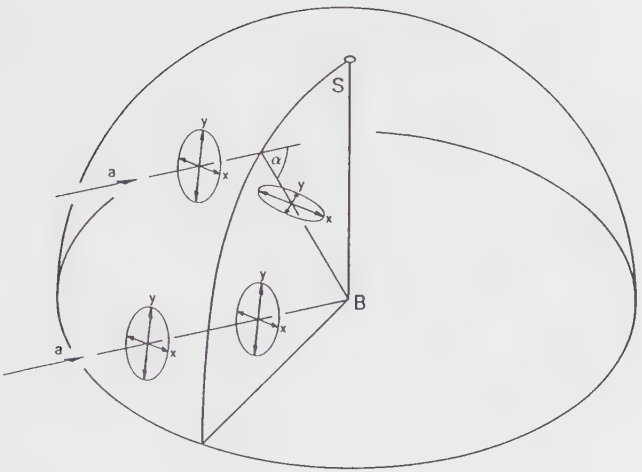


Bild 6: Polarisation des Lichtes in der Atmosphäre. B, Beobachter; a, Einfallsrichtung des Sonnenlichtes (Weitere Erklärungen im Text).

Sekera (1960) geben die für eine molekulare Atmosphäre berechneten E-Vektor-Richtungen, Polarisationsgrade und Intensitäten verschiedener Himmelspunkte an. Im Text angegebene E-Vektor-Richtungen sind dieser Arbeit entnommen.
Variable Faktoren wie Wasserdampf, Staubpartikel und Turbulenzen beeinflussen zwar die optischen Eigenschaften der Atmosphäre. Sie führen vor allem im Gelb-Rot-Bereich zu Abweichungen gegenüber den theoretischen Werten. Nach Messungen, die Sekera (1956) in Kalifornien durchgeführt hat, variiert aber das E-Vektor-Muster nur wenig, während der Polarisationsgrad grösseren Schwankungen (50 - 100% der normalen Werte) unterliegt.
Eine einprägsame Darstellung des Polarisationsmusters lässt sich aus Bild 6 herleiten: Die Hauptschwingungsrichtung des Lichtes steht jeweils etwa senkrecht zur Streuebene, die durch den Standort des Beobachters, der Sonne und den betrachteten Himmelspunkt definiert wird (3-Punkte-Regel nach v. Frisch 1965). Eine Rotation dieses Dreiecks um die Seite Sonnenstand-Beobachter führt zu dem in Bild 7 dargestellten Schema. Es weicht vor allem im sonnennahen Bereich von den tatsächlichen Verhältnissen ab, zeigt aber die

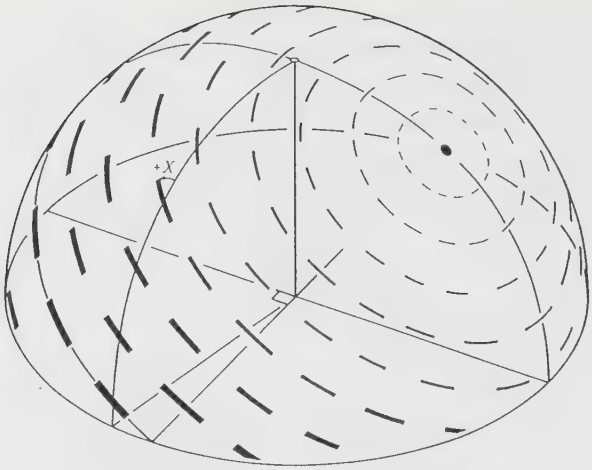


Bild 7: Polarisationsmuster bei einer Sonnenelevation von $\mu_o = 53^\circ$. X, E-Vektor-Richtung.

wichtigsten Strukturgesetzmässigkeiten richtig:

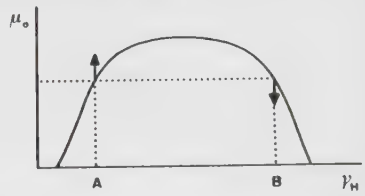
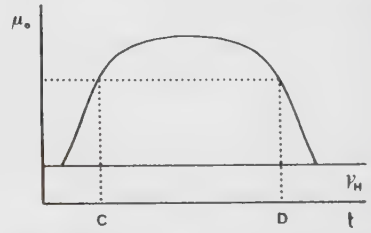
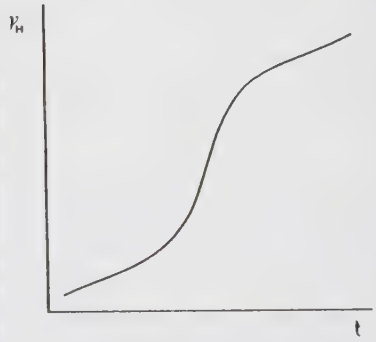
- Die E-Vektoren liegen tangential an konzentrischen Kreisen um die Sonne, bzw. um den Antisolarpunkt. Ihre Richtung ist durch den Winkel (X) definiert, den sie mit dem entsprechenden Meridian des Himmels einschliessen. X wird, vom Beobachter aus gesehen, im Uhrzeigersinn positiv, im Gegenuhrzeigersinn negativ gezählt.
- Punkte gleichen Polarisationsgrades liegen auf denselben, sonnenzentrierten Kreisen. Der Gürtel höchsten Polarisationsgrades zieht sich etwa 90° zur Sonne über den Himmel. Das direkte Sonnenlicht ist nicht polarisiert.
- Der Sonnenvertikal teilt das Muster in zwei spiegelbildliche Hälften. Auf ihm liegen die E-Vektoren horizontparallel.

Alle erwähnten Himmelsmuster ändern sich nur wenig mit der Sonnenhöhe, können also, etwas vereinfachend, als fixe Strukturen betrachtet werden, die sich starr mit der Sonne bewegen. Je nach Beobachtungszeit liegen verschiedene Teile der Muster über oder unter Horizont . Ihre Bewegung kann mit denselben 2 Winkeln (γ_H und μ_o) beschrieben werden wie jene ihres strukturellen Mittel-

punktes, der Sonne. Da die Lichtparameter des blauen Himmels in gesetzmässiger Beziehung zum Sonnenstand stehen, bietet sich Tieren, welche eines dieser Muster wahrnehmen können, die bei teilweiser Bewölkung nützliche Möglichkeit, den Sonnenstand auch an sonnenfernen Himmelsstellen abzulesen. Im Falle des E-Vektor-Musters ist die geometrische Beziehung sofort ersichtlich: 2 Grosskreise, senkrecht durch die E-Vektoren zweier beliebiger Himmelsstellen gelegt, schneiden sich im Sonnenort.

6 Kompensationsmöglichkeiten

Die auslaufenden Ameisen messen ihre in der Horizontebene ausgeführten Drehungen bezüglich der Referenzrichtung "Sonnenazimut" und verrechnen sie mit den entsprechenden Laufdistanzen. Dem Kompensationsmechanismus kommt die Aufgabe zu, den über die Vektorintegration ermittelten Sollwinkel kontinuierlich zu korrigieren, entsprechend der tages- und jahreszeitlich aktuellen Drehbewegung der Referenzrichtung. (Die dritte Grösse, die den Sonnenstand mitbestimmt, die geogr. Breite, bleibt für die standorttreuen Ameisen konstant. Die Bewegungsrichtung der Sonne ist am Versuchsort ebenfalls konstant, da er noch nördlich vom Wendekreis des Krebses liegt. Dort bewegt sich die Sonne immer im Sinne des Uhrzeigers, die Kompensation hat folglich im Gegenuhrzeigersinn zu erfolgen.) Für die Bewegung in unbekanntem Gelände, wo der Sonnenstand nicht mit bekannten Landmarken in Beziehung gebracht werden kann, muss schon vor dem Orientierungsakt eine Berechnungsgrundlage für die zu kompensierenden Beträge gegeben sein. Mit der interessierenden Grösse "Sonnenazimut" sind 2 Parameter gesetzmässig verknüpft: die Tageszeit und die Sonnenelevation. Theoretisch exakte Kompensationsmethoden (sie sind in Tabelle 1 zusammengestellt) müssen sich auf eine dieser beiden Beziehungen stützen. 2 Methoden setzen die Kenntnis der Beziehung zwischen Sonnenelevation und Azimut voraus (Hypothese 1). Anhand einer Elevationsmessung kann dann auf das Azimut geschlossen werden. Diese Beziehung ist aber zweideutig. Am Nachmittag erreicht die absteigende Sonne wieder gleiche Elevationen wie bei ihrem morgendlichen Aufstieg, doch liegen dann andere Azimutwerte vor. Eine eindeutige Zuordnung ist nur ge-

Methode	Messungen beim Orientierungsakt	Als bekannt vorausgesetzte Beziehungen
1	Elevation und Bewegungsrichtung der Sonne in der Vertikalen (auf- oder absteigend)	
2	Elevation und Tageszeit	
3	Tageszeit	

Tab. 1: Drei theoretisch exakte Methoden zur Kompensation der Sonnenbewegung (Erläuterung im Text). μ_o, Sonnenelevation; γ_H, Sonnenazimut; t, Tageszeit; A, B, Stellen gleicher Elevation, aber verschiedener Bewegungsrichtung der Sonne. C, D, Stellen gleicher Elevation zu verschiedenen Tageszeiten.

währleistet, wenn zusätzlich die Bewegungsrichtung der Sonne in der Vertikalen (auf- oder absteigend) festgestellt werden kann (Methode 1) oder wenn ein Zeitsinn die Unterscheidung von Morgen- und Abendstunden erlaubt (Methode 2). Steht allerdings ein Zeitsinn zur Verfügung, ist es vorteilhaft, die jederzeit eindeutige Beziehung zwischen Azimut und Tageszeit, die Sonnenazimutkurve, zu kennen (Methode 3). Die Sonnenelevation ist dann bedeutungslos (Hypothese 2). Falls auch die jahreszeitliche Variation der als bekannt vorausgesetzten Beziehungen berücksichtigt wird, kann im Prinzip nach allen drei Methoden exakt kompensiert werden. Nur bei Zenitstand der Sonne, wenn ihr kein Azimut zugeordnet werden kann, müssten die Methoden 2 und 3 für kurze Zeit versagen. Die ersten beiden Methoden sind insofern problematisch, als sie eine sehr exakte Messung der Sonnenelevation voraussetzen; denn über die Mittagszeit ändert sich diese nur langsam, gerade dann, wenn die Azimutwinkelgeschwindigkeit ihre grössten Werte erreicht.

Die Ausläufe der Ameisen sind relativ kurzfristig. Nebst der Vektor- steht auch die Landmarkenorientierung zur Verfügung. Unter diesen Umständen könnten die Ameisen eventuell auch mit einfacheren, fehlerbehafteten Methoden auskommen. Drei Möglichkeiten seien angeführt. Ihnen gemeinsam ist Hypothese 3: Die Ameisen kompensieren die Sonnenbewegung nach einer als konstant angenommenen Azimutwinkelgeschwindigkeit. Hierher gehört die erwähnte Hypothese Goulds (1980). Sie nimmt an, dass die einmal (eventuell bezüglich Landmarken) gemessene Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne extrapoliert wird (Methode 4). Von der Erfahrung ausgehend, dass die Sonne nach jeweils 24 Stunden wieder etwa an demselben Ort steht, oder über die Messung des Winkels zwischen ihrem Auf- und Untergangspunkt könnte für die zu verrechnende Auslaufszeit auch eine durchschnittliche Geschwindigkeit von 15°/h (Methode 5) oder das Mittel ihres sichtbaren Tagesganges veranschlagt werden (Methode 6). Ebenso könnte die jahreszeitliche Variation der Azimutwinkelgeschwindigkeit über das ganze Jahr oder über die Periode der Sammelaktivität gemittelt werden.

Eine Lösung des Problems ohne jegliche Berechnung von Kompensa-

tionswinkeln ist ebenfalls denkbar, aber nur, wenn der Himmel nicht als "Momentaufnahme", sondern (trotz seiner gemächlichen Rotation von 1/4°/min) "in Bewegung" gesehen werden könnte. Die dadurch erhältliche Mehrinformation ist in Bild 8 dargestellt (vgl. Bild 7). Aus der Rotation des ganzen Musters könnte die Lage der Rotationsachse abgeleitet werden. Sie zeigt (auf der Nordhalbkugel) immer in Richtung des Himmelsnordpols. Mit ihr wäre eine ruhende Referenzrichtung gegeben. Theoretisch lässt sich die Drehachse auch aus der Beobachtung der Sonnenbewegung allein bestimmen, indem aus einem beobachteten, kurzen Stück ihre ganze Bahn bis zum Auf- und Untergangspunkt extrapoliert und zwischen diesen beiden Horizontpunkten die Winkelhalbierende bestimmt wird. Dasselbe wäre durch die Bestimmung des Kulminationspunktes der Sonne erreicht, der immer im Süden liegt. Ein solches Vorgehen stellt allerdings noch höhere Anforderungen an die Sinnesorgane als die Wahrnehmung der Rotation des gesamten Musters. Damit ergeben sich drei weitere Möglichkeiten: dass nämlich weder bei der Sonnen- noch bei der Musterorientierung (Hypothese 4), nur bei

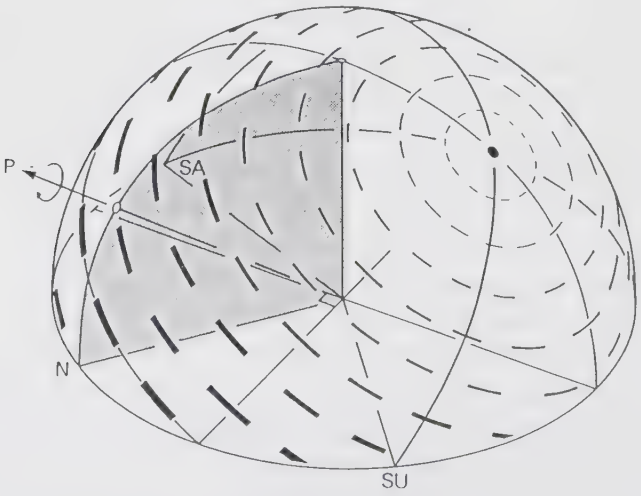


Bild 8: Rotation des Himmelsmusters (↻). P, Himmelsnordpol; N, Norden; SA, Sonnenaufgang; SU, Sonnenuntergang.

der Sonnenorientierung (Hypothese 5) oder in beiden Fällen die Bewegung der Orientierungsparameter kompensiert werden muss (Hypothese 6).

II MATERIAL UND METHODE

1 Versuchsprinzip

Grundschema aller Versuche ist das bereits von Brun (1914) und Santschi (1923) verwendete Haftexperiment. Die Autoren setzten futtereintragende Ameisen auf ihrem Rückweg zum Nest für eine Zeitlang gefangen, um nachher festzustellen, ob die Tiere ihren Weg in der alten Richtung fortsetzen oder sich um den Winkel täuschen, den die Sonne inzwischen zurückgelegt hatte.

2 Ort und Zeit

Die Versuche wurden in den Sommern 1979 - 81, in der Umgebung von Maharès, Tunesien (geogr. Länge: -10,50°; nördl. Breite: 34,58°) durchgeführt. Maharès liegt direkt am Mittelmeer. Die sehr flachen Küstenstreifen ausserhalb des Dorfes werden als Fussballplätze, für Dresch- und Köhlerarbeiten genutzt. Dadurch sind grosse, praktisch vegetationsfreie Flächen entstanden, deren stark salzhaltige Sandböden durch Regen weiter geglättet und durch die Sonne gehärtet wurden: für Versuche zur Himmelsorientierung ein ideales landmarkenarmes Gelände. Wohl dank der Abfälle des Dorfes, die bis vor wenigen Jahren im Strandgebiet abgelagert wurden, ist Cataglyphis dort recht häufig.

3 Dressur und Testlauf

Cataglyphis-Arbeiterinnen sind leicht an einen Futterplatz dressierbar. Man legt in gewünschter Richtung und Distanz vom Nest kleingeschnittenen Hartkäse oder zerbröselte Biskuits aus. Um den Ameisen die Arbeit zu erleichtern, kann auch etwas Futter zwischen Nest und Futterplatz gestreut werden. Die Tiere beginnen dann so-

Bild 9: Cataglyphis-Arbeiterin beim Eintragen eines Käsestücks.

fort, die Beute Stück für Stück ins Nest einzutragen (Bild 9) und dressieren sich dabei selbst an den Futterplatz.
Die Futterplätze wurden mit Magnetkompass und Messband immer 15 m vom Nest entfernt eingerichtet. Die Dressurrichtung variierte in den einzelnen Experimenten. Die individuell ausgeführte Anzahl Dressurläufe brauchte nicht kontrolliert zu werden, da bei der Vektororientierung die Sollgrössen des Rückweges jedesmal neu bestimmt und nach erfolgter Heimkehr wieder gelöscht werden. Mit einem Lerneffekt, der die Rücklaufgenauigkeit beeinflussen könnte, muss folglich nicht gerechnet werden. Hingegen mussten die potentiellen Versuchstiere überall dort, wo mehrere Nester benachbart lagen, vom Nest aus einzeln verfolgt werden, um sicher zu gehen, dass sie tatsächlich aus der gewünschten Richtung kamen. Sobald ein Tier am Futterplatz ein Stück Käse ergriffen hatte, wurde es gefangen, in eine numerierte Glastube gesetzt und in einer geschlossenen Kiste bis zum Test aufbewahrt. Notiert wurden Fangzeit, Dressurrichtung und Herkunftsnest. Detaillierte Protokolle zur Wetterlage waren nicht nötig. Sie hätten über Wochen etwa gleich gelautet: "schön, mässiger bis starker Wind vom Meer her". An den wenigen halb oder ganz bedeckten Tagen wurde nicht

experimentiert.
Den vermeintlichen Rücklauf zum Nest (Testlauf) absolvierten alle Tiere in einem bis zu mehreren hundert Metern vom Nest entfernten Gelände. Durch die Versetzung war gewährleistet, dass keinerlei geruchliche Information die Richtungswahl beeinflussen konnte.
Zur Aufzeichnung der Testläufe, die von Hand auf kariertes Papier von 1 oder 2 cm Maschenweite erfolgte, war auf die ebene Sandfläche des Testfeldes mit wasserlöslicher, weisser Dispersionsfarbe ein nach den Haupthimmelsrichtungen ausgerichtetes Netz von etwa 30 m mal 30 m mit einer Maschenweite von 1 m aufgemalt worden. Die Ameisen nahmen davon keinerlei Notiz. Die zeitliche Dimension wurde mit Hilfe eines akustischen Zeitgebers durch Querstriche alle 10 s festgehalten. Alle Versuchstiere mussten ihren Rücklauf unter einem Aluminiumwagen (Bild 10 und 11) absolvieren. Seine Aussenwände waren durch mehrere, gegeneinander versetzte Schichten kammförmig eingeschnittener Gummistreifen bodenberührend verlängert. Die Deckplatte wies einen kreisrunden Ausschnitt von 48 cm Durchmesser auf und ermöglichte den Ameisen die Sicht auf einen Himmelsbereich von 134° (Sehwinkel). Unter dem Testwagen war eine Wind- oder Landmarkenorientierung ausgeschlossen. Das noch sichtbare Himmelslicht konnte mit verschiedenen Aufbauten modifiziert werden (vgl. Kap. II.4). Bei allen

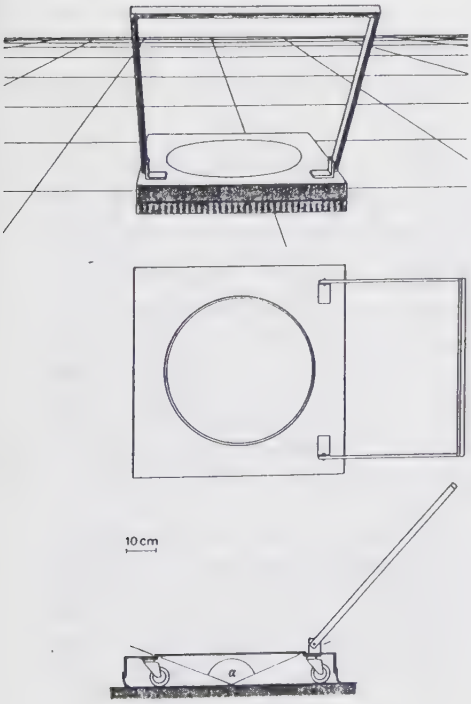


Bild 10: Testwagen (Mitte: Aufsicht; unten: Seitenansicht).

Bild 11: Testfeld. Testwagen, geführt von Mohamed Ali Gorsamme.

Experimenten war der Ausschnitt der Deckplatte mindestens mit einem einfachen Plexiglas bedeckt, um auch hier einen Windeintritt zu verhindern.
"Gestartet" wurden die Ameisen immer auf dem Schnittpunkt zweier Netzlinien. Das Fanggläschen wurde umgekehrt auf den Boden gestellt und ein Metallrohr darüber gestülpt, an dem eine Schnur befestigt war. Nachdem der Wagen über das Gläschen gehoben und fertig eingerichtet war, konnte mit der Schnur das Fangglas umgekippt und unter dem Wagen hervorgezogen werden. Auf diese Weise liess sich die Fluchttendenz der leicht erregbaren Tiere minimal halten. Der Wagen wurde dann über der am Boden laufenden Ameise ihren Bewegungen so nachgeführt, dass die Ameise immer im Zentrum des Wagens verblieb. Diese Arbeit wurde meistens von einheimischen Helfern übernommen, die über den Zweck der Versuche nicht informiert waren. Die Richtungswahl der Ameisen sollte deshalb nicht durch subjektive Erwartungen beeinflusst worden sein. Erfahrungsgemäss werden von Cataglyphis auch die beiden "beweglichen Landmarken", Wagen- und Protokollführer, nicht beachtet.

4 Apparaturen

Die einzige Orientierungsmöglichkeit, die sich den unter dem Wagen laufenden Ameisen bietet, ist das durch den Ausschnitt sichtbare Himmelslicht. Duelli (1974) untersuchte die Bedeutung der einzelnen Lichtparameter. Er stellte fest, dass sowohl die Sonne als auch das E-Vektor-Muster je allein zur Orientierung ausreichen.[2] Im Konkurrenzversuch dominiert das E-Vektor-Muster. Lässt dieses keine eindeutige Bestimmung der Referenzrichtung zu (z. B. bei Horizontstand der Sonne), werden auch das Polarisationsgrad- und das Intensitätsmuster zur Entscheidung herangezogen. Das Polarisationsmuster wird nur im Spektralbereich $\lambda < 410$ nm analysiert.[3] Aufgrund dieser Informationen konnten Wagenaufsätze entworfen werden, welche die orientierungswirksamen Parameter getrennt zu bieten oder zu modifizieren erlauben.

4.1 Abschirmung der Sonne

Zur Abschirmung der Sonne dient ein Pavatexschirm von 50 mal 50 cm Grösse. Er ist auf einer Stange mit 3 Gelenken montiert. Die Sonne kann in jeder Richtung so abgedeckt werden, dass der ganze Wagenausschnitt im Schatten liegt. Das Wageninnere wird dann relativ

---

[2] Die Fähigkeit vieler Insekten, Krebse und Spinnen die Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes wahrzunehmen, basiert auf der Anordnung ihrer Sehpigmente. Die Membranen ihrer Sehzellen bilden parallel liegende, röhrenförmige Ausstülpungen (Mikrovilli), in denen die Sehpigmente mit nur wenig rotatorischem Spielraum (Goldsmith & Wehner 1977) parallel ausgerichtet sind. Da einfallende Lichtquanten am ehesten absorbiert werden, wenn deren E-Vektoren parallel zur Längsachse der Pigmentmoleküle schwingen, hängt die absorbierte Lichtmenge und damit die Erregung der Sehzellen vom Winkel zwischen der Schwingungsrichtung des Lichtes und der Längsachse der Mikrovilli ab. Ob die dadurch erhältliche Information genutzt wird, hängt von der Verschaltung der Sehzellen ab. Den Wirbeltieren fehlt diese Fähigkeit. Ihre Sehpigmente sind in quer zur Lichtrichtung stehenden, dosenförmigen Elementen untergebracht, in deren Ebene sie frei rotieren können.

[3] Cataglyphis kann Farben sehen (Wehner & Toggweiler 1972). Sie besitzt mindestens 3, eventuell sogar 4 Farbrezeptoren (Kretz 1977). Wie bei vielen anderen Insekten ist ihr spektraler Empfindlichkeitsbereich, verglichen mit jenem des Menschen, gegen den kurzwelligen Bereich hin verschoben. An der Polarisationsmusteranalyse sind nur die UV-Rezeptoren beteiligt.

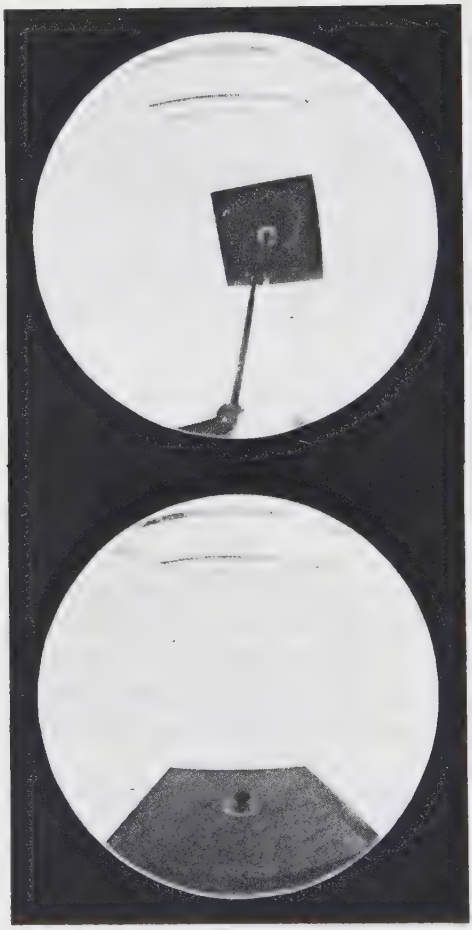


Bild 12: Sonnenabdeckung in 2 verschiedenen Positionen, aus der Perspektive der Versuchstiere. Photographische Aufnahmen mit Fisheye-NIKKOR-Auto 1:2,8, f = 8 mm, Oeffnungswinkel 180°.

homogen nur von Streulicht ausgeleuchtet. Je nach Stellung des Schirmes bleiben mehr oder weniger grosse Bereiche des Himmels für die Musterorientierung sichtbar (Bild 12). Wenn nur die Sonne abgeschirmt werden soll, wird der Wagenausschnitt mit einem glasklaren, UV-transparenten Plexiglas bedeckt. Sein Transmissionsspektrum ist in Bild 13 (Kurve a) wiedergegeben.

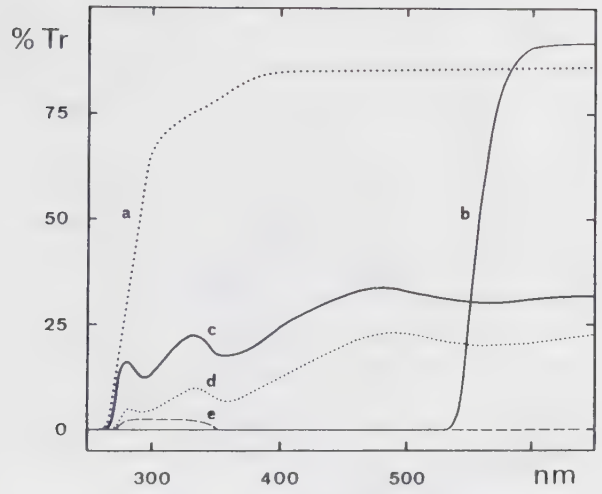


Bild 13: Transmissionsspektren der verwendeten Filter, gemessen mit dem Spektrophotometer Varian Techtron 635. Ordinate: Transmission in %. Abszisse: Wellenlänge. a, UV-Plexiglas (Röhm, Darmstadt, Nr. 218); b, oranges Plexiglas (Röhm, Darmstadt, Nr. 478, 1% Transmission bei 538 nm. Unterhalb von λ = 506 nm beträgt die Transmission weniger als 0,01%.)
c, d, e: Transmissionseigenschaften der Polarisationsfolie HNP'B (UV), (Polaroid, USA). Da die beiden Strahlen des Spektrophotometers wegen ungleicher Spiegelung verschieden polarisiert sind, mussten beide Strahlen durch Pergamentpapier vor und nach den Testfolien depolarisiert werden. Für die drei Kurven c, d und e gibt die Ordinate deshalb nur relative Werte an. c, Einzeldurchlässigkeit gegenüber unpolarisiertem Licht; d, Durchlässigkeit zweier Einheiten mit parallelen Durchlassrichtungen; e, Durchlässigkeit zweier Einheiten mit gekreuzten Achsen.

4.2 Abschirmung des Polarisationsmusters

Da die Polarisationsmusterorientierung nur im UV-Bereich stattfindet, kann sie mit einem Kantenfilter verhindert werden. Dazu wird der Wagenausschnitt mit einem orangen Plexiglas bedeckt, das nur Licht λ > 510 nm transmittiert (Bild 13, Kurve b).

4.3 Spiegelung der Sonne

Zur Veränderung von Sonnenazimut und Elevation wird ein Spiegel von 25 cm Durchmesser benutzt, der auf 2 Halterungen montierbar

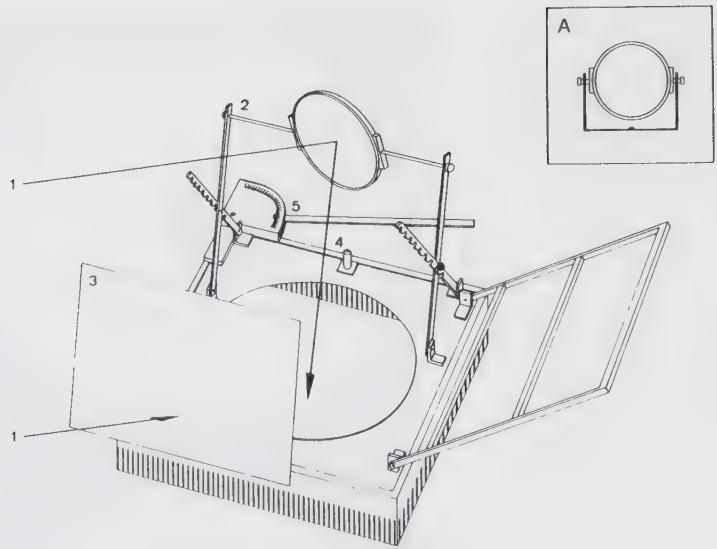


Bild 14: Testwagen mit Spiegelvorrichtungen. 1, Einfallsrichtung des Sonnenlichtes; 2, Spiegelhalter b; 3, Sonnenabdeckung; 4, Sokkel zu Spiegelhalter a; 5, Führleiste. Einschaltfigur A: Spiegelhalter a.

ist (Bild 14). Mit Halter a kann die Höhe des Spiegels über Boden nicht verändert werden. Die gespiegelte Sonne erscheint den Versuchstieren in konstanter Elevation von 38°. Er wurde nur für Versuchsserie S_3 (Kap. III.1.2) verwendet. Mit der verbesserten Halterversion b kann die Elevation der gespiegelten Sonne in 5°-Stufen wahlweise zwischen 25° und 90° eingestellt werden, wobei die Distanz zwischen Spiegelmittelpunkt und Versuchstier nur wenig, zwischen 58 und 60 cm schwankt. Verschiebungen, die auftreten, wenn der Wagen nicht genau zentrisch über der Ameise geführt wird, liegen damit wie das bei der Wagenführung unvermeidliche Pendeln der gespiegelten Sonne um das eingestellte Azimut wenigstens für alle gewählten Elevationen in vergleichbarer Grössenordnung. Bei den Experimenten mit dem Spiegelhalter b wird die Sonne immer um 180° gespiegelt. Während des Testlaufes kann das Azimut der gespiegelten Sonne mit Hilfe der Führleiste (&, Bild 14) kon-

stant gehalten werden. Dem aktuellen Sonnenstand entsprechend, wird der Winkel der Führleiste zur Wagenkante so eingestellt, dass der Spiegel die gewünschte Position einnimmt, wenn die Leiste parallel zu einer Netzlinie steht.

4.4 Andere Punktlichtquellen

In nachts durchgeführten Versuchen wird den Ameisen der Mond (Vollmond ± 1 Nacht) oder eine Wolfram-Binokularlampe (Wild, Zürich, 6V/15W, Sehwinkel der leuchtenden Fläche: 2,7°) als Orientierungsreiz geboten. Die Lampe ist auf Spiegelhalter b montierbar und wird über einen Transformer aus einer Autobatterie versorgt. In beiden Fällen wird der Wagenausschnitt mit dem UV-Plexiglas bedeckt.

4.5 Künstlich polarisierte Himmelsausschnitte

Bild 15 zeigt die Wageneinrichtung zur Darbietung eines Ausschnittes künstlich linear polarisierten Lichtes (Ausschnittaufsatz). Der Wagenausschnitt ist mit einem orangen Plexiglas der erwähnten Transmissionseigenschaften bedeckt, in das ein ovales Fenster geschnitten ist. Darauf ist ein mit opaker, oranger Acrylfarbe (Lasco) gestrichenes Plexiglasrohr geklebt. Ueber das Rohr kann ein Ring gesteckt werden, der zwischen 2 Glasscheiben eine linear polarisierende, UV-transparente

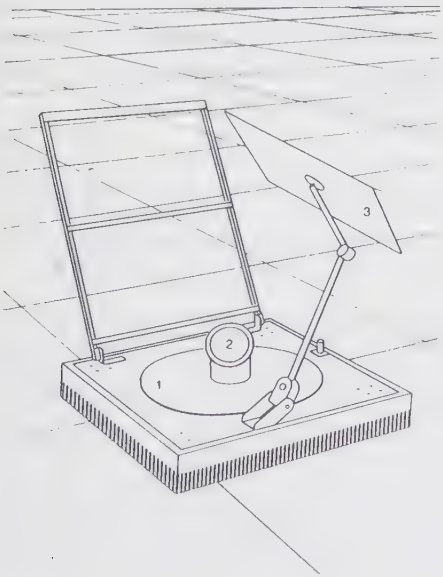


Bild 15: Testwagen mit Ausschnittaufsatz. 1, oranges Plexiglas; 2, Filterring; 3, Sonnenabdeckung.

Folie hält. Die Transmissionskurven c, d und e (Bild 13) zeigen, dass die Folie 100% polarisiertes Licht erzeugt, ausser im Bereich von 270 - 350 nm. Um auch in diesem Bereich eine Ueberlagerung von Himmels- und Folienpolarisation zu verhindern, ist zwischen der vorderen Glasscheibe und der Polarisationsfolie ein depolarisierendes Pergamentpapier (Utoplex, satiniert) eingelegt. Zusammen mit den 2 Gläsern absorbiert es zwar alles Licht unter 310 nm. Nach Duelli (1974) reicht aber der Bereich von 380 - 410 nm zur Musterorientierung aus.
Der Filterring ist drehbar und mit einem Teilkreis versehen, sodass die Schwingungsrichtung beliebig gewählt werden kann. Ein weiterer Teilkreis um den Wagenausschnitt erlaubt, den ganzen Aufsatz in die gewünschte Himmelsrichtung zu drehen, so dass der Wagen parallel zum Netz geführt werden kann.
Für die Rohrlängsachse wurde eine Elevation von 51° gewählt, da sich Cataglyphis am genauesten nach Himmelsausschnitten dieser Höhe orientiert (Duelli 1974). Den Versuchstieren bietet sich durch das Rohr eine gleichmässig polarisierte Fläche von 27,5 Sehwinkelgrad.
Als Rohrträger musste das orange Plexiglas gewählt werden, damit der Wagenführer die Ameisen unter dem Wagen beobachten konnte. Umgekehrt konnten die Ameisen durch dieses noch die Sonne sehen. Letztere musste also zusätzlich abgedeckt werden.

5 Auswertung der Laufprotokolle

Bild 16 soll die Formenvielfalt der Testläufe veranschaulichen. Teilbild a zeigt Läufe dreier Ameisen unter dem orangen Plexiglas, bei freier Sicht auf die Sonne, b bei abgedeckter Sonne. Wenn die Sonne sichtbar ist, sind die Läufe gut orientiert. Nach einem zügigen, relativ geradlinigen Laufabschnitt ist meist recht deutlich ein Abknickpunkt zu sehen, bei dem der gerichtete Rücklauf in einen spiraligen Suchlauf übergeht. Die Tatsache, dass bei ausreichenden Orientierungsmöglichkeiten überhaupt ein gerichteter Heimlauf versucht wird,muss erstaunen,wenn man bedenkt, wie stark die Situation durch die Testbedingungen verändert ist. Die

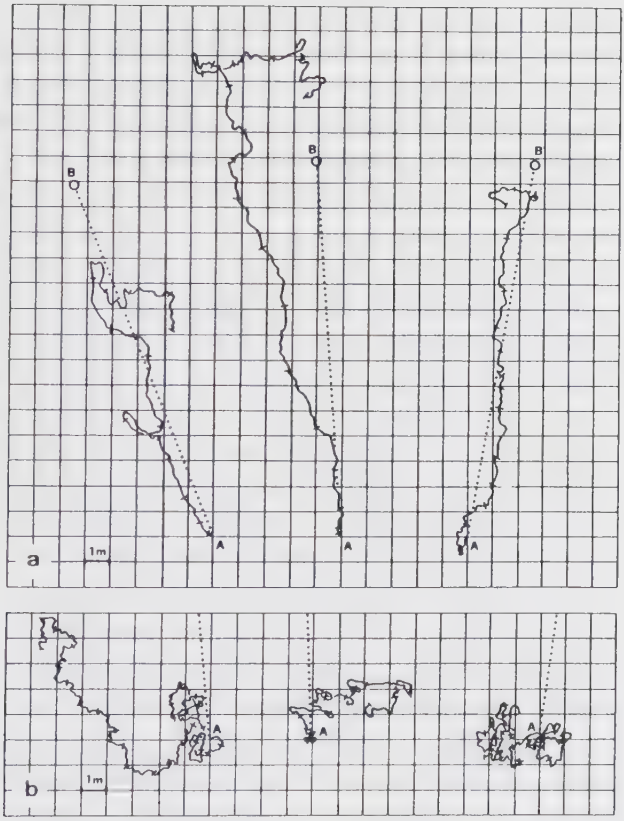


Bild 16: Beispiele von Laufprotokollen. Die Querstriche auf den Laufzügen markieren 10 s - Intervalle. a, Läufe unter dem orangen Plexiglas bei freier Sicht auf die Sonne, b bei abgedeckter Sonne. A, Auflasspunkt; B, theoretischer Nestort; punktierte Linie: Sollrichtung (Dressurrichtung minus 180°).

experimentellen Eingriffe und deren z. T. unmessbare Folgen, z. B. Unterschiede in der Bodenbeschaffenheit zwischen Nestumgebung und Testfeld oder das Fehlen gewohnter Landmarken, vielleicht auch individuell unterschiedliche Erregbarkeit führen aber doch zu einer gewissen Labilität der Rücklaufmotivation. Einzelne Tiere wirken unschlüssig, lassen schon am Auflasspunkt ihr Käsestück liegen, laufen eine kleine Suchschleife, ehe sie es wieder auf-

nehmen und den Rückweg antreten; andere fügen während des Rücklaufes eine Schleife ein und setzen dann ihren Weg noch ein Stück fort. Auch die Laufdistanz bis zum Abknickpunkt variiert stark. Sie ist im Mittel kürzer als die Dressurdistanz. Solche, wohl durch Motivationswechsel entstandene Laufstrukturen erschweren eine systematische Auswertung und schmälern die Aussagekraft von Laufparametern wie "Laufdistanz bis zum Abknickpunkt", "Laufgeschwindigkeit" (die auch von der Körpergrösse der Tiere abhängt) oder "Geradlinigkeit der Läufe". Argumentiert wird deshalb ausschliesslich mit den Laufrichtungen. Bei gut orientierten Läufen wird die Richtung ermittelt, indem per Augenmass eine Gerade so durch den Auflasspunkt und den geradlinigen Laufabschnitt gelegt wird, dass die durch sie und den Laufzug gebildeten Flächen links und rechts der Geraden etwa gleiche Grösse aufweisen. Bei diesem "graphischen Verfahren" können die bei der Beobachtung Hunderter von Rückläufen gemachten Erfahrungen einfliessen. Die Legitimität dieses Verfahrens wurde durch einen Vergleich mit einem systematischen Verfahren überprüft. Als Stichprobe dienten 66 Protokolle der Serie A_2 (Kap. III.1.1.2). Mit Hilfe eines Zirkels wurden auf jedem Protokoll diejenigen Laufpunkte ermittelt, bei denen das Versuchstier erstmals den 1., 2., 3. usw. Meterkreis um den Auflassort überschritten hatte. Die Koordinaten dieser Punkte wurden mit dem MOP/AMO 2 System (Kontron) vermessen und gemittelt. Die Richtung der Geraden durch den Auflasspunkt und den durch die Koordinatenmittelwerte definierten Punkt wurde als Laufrichtung interpretiert. Der Mittelwert der systematisch ermittelten Laufrichtungen weicht von jenem der entsprechenden graphischen Werte um $0{,}9^\circ \pm 3{,}8^\circ$ (mittlere Winkelabweichung, vgl. Kap. II.6) ab. Im Vergleich zur Messgenauigkeit des gesamten Prüfverfahrens erscheint die Differenz zwischen den beiden Verfahren genügend klein. Vergleichbar geringe Unterschiede ergeben sich auch bei der graphischen Auswertung gleicher Protokolle durch verschiedene Personen.

Laufprotokolle schlecht orientierter oder desorientierter Tiere können zwar auch längere, gerade Laufstücke enthalten, doch die graphische Festlegung einer mittleren Richtung für den gesamten

Laufzug ist unmöglich. In solchen Fällen werden wieder die Ueberschreitungspunkte der einzelnen Meterkreise bestimmt und die zugehörigen Winkel für jeden Laufmeter separat ausgewertet.
Gut orientierte Tiere hatten ihren Rücklauf meist nach 1,5 - 3 min absolviert. Die Läufe schlecht orientierter Tiere wurden etwa 5 min lang aufgenommen.

6 Messungen, Statistik und Darstellungsweise

Winkelwerte sind auf 1°, Zeiten auf 1 min genau gemessen.
Als "Testzeit" gilt die Zeit zu Beginn des Rücklaufes unabhängig von dessen Dauer.
Je nach Fragestellung werden die auf den Laufprotokollen ausgemessenen Laufrichtungen entweder als Abweichungen von einer (durch eine bestimmte Hypothese ausgezeichnete) Erwartungsrichtung (die dann als 0°-Richtung definiert ist), oder in eine interpretierende Grösse umgerechnet, z. B. in "das von den Ameisen geschätzte Sonnenazimut (γ_s)" oder " den von ihnen einkalkulierten Kompensationswinkel (ω_s)". Läuft z. B. ein an einen nördlich gelegenen Futterplatz (0°) dressiertes Tier statt genau südlich (180°) in 170°-Richtung heim, so wird gefolgert, es habe das Sonnenazimut um 10° überschätzt resp. einen 10° zu grossen Kompensationswinkel eingerechnet.
Winkelwerte (β_i) werden mit statistischen Verfahren für Kreisverteilungen behandelt (Batschelet 1965, 1972). Für jede Stichprobe lässt sich ein mittlerer Vektor $\vec{r}$ in Polarkoordinaten berechnen, dessen Richtungskomponente (v) den mittleren Winkel und dessen Länge (r) die Streuung der Verteilung angibt. Die Streuung r kann Werte zwischen 0 (Zufallsverteilung) und 1 (streuungsfreie Verteilung) annehmen. Statt r ist meist die anschaulichere "mittlere Winkelabweichung " s angegeben. Sie entspricht der Standardabweichung linear verteilter Daten. Wie für diese gilt auch für s, dass etwa 2/3 der Messwerte im Bereich $v \pm s$ liegen, solange $s < \pm 50^{\circ}$ ist. Die mittlere Winkelabweichung errechnet sich aus

der Streuung (r) nach:

$$s\ [\text{Grad}] = \sqrt{2(1-r)} \cdot \frac{180}{\pi}$$

Rayleigh-Test: Mit dem Rayleigh-Test wird geprüft, wie stark r von 0 abweicht, d. h. ob eine Kreisverteilung eine Vorzugsrichtung aufweist oder zufallsverteilt ist. In den Tabellen wird der erzielte Signifikanzgrad (Irrtumswahrscheinlichkeit) P_R angegeben. Ist $P_R < 0{,}05$ (kleiner als 5%), so gilt die Verteilung als nicht zufällig.
In einem Fall treten bimodale Verteilungen auf, d. h. die Ameisen verwechseln die Sollrichtung und deren Gegenrichtung. Dadurch entstehen Verteilungen mit 2 Maxima im Abstand von 180°. Sie können im Rayleigh-Test uniform erscheinen, obwohl sie Vorzugsrichtungen aufweisen. In diesem Fall kann der Rayleigh-Test auf die verdoppelten Messwerte ($2\beta_i$) angewandt werden. Die Interpretation einer bimodalen Verteilung ist gesichert, wenn r_β klein genug, $r_{2\beta}$ aber zu gross für den Nachweis einer Zufallsverteilung ist.

Stephens-Test: Erweist sich eine Verteilung im Rayleigh-Test als orientiert, so kann mit dem Stephens-Test geprüft werden, ob die errechnete mittlere Richtung ($\bar{v}$) von einer Erwartungsrichtung abweicht. Dazu wird r_o (der auf die Erwartungsrichtung projizierte Streuwert r) errechnet nach:

$$r_o = r \cdot \cos \Phi$$

wobei Φ der Winkel zwischen $\bar{v}$ und der Erwartungsrichtung ist. Der Streuwert r_o kann zwischen +1 und -1 variieren. Er ist umso grösser, je geringer die Streuung der Messwerte und je geringer der Winkel Φ ist. Negative Werte ergeben sich für $\Phi > 90°$.
Ist $P_s < 0{,}05$, wird die mittlere Richtung der Verteilung als sicher von der Erwartungsrichtung verschieden betrachtet.

F-Test: Der F-Test ist angebracht, wenn man wissen möchte, ob sich die mittleren Richtungen zweier Verteilungen unterscheiden. Sie gelten als gesichert unterschiedlich, wenn $P_F < 0{,}05$ ist.

χ^2 - Anpassungstest: Der χ^2 - Anpassungstest erlaubt den Vergleich einer empirischen mit einer theoretischen Verteilung. Ergeben sich zu grosse Differenzen, so sind die Stichproben nicht homogen und folglich für ihre Grundgesamtheiten nicht repräsentativ. Eine Stichprobe wird als homogen betrachtet für $P_{\chi^2} > 0,10$.

Korrelationsanalyse: Der Korrelationskoeffizient r_t ist ein Mass für die Straffheit des Zusammenhanges zweier Grössen. Er kann mit einem t-Test (Sachs 1974) geprüft werden. Zwei Grössen gelten als korreliert, wenn $P_t < 0,05$ ist.

Methode der gleitenden Durchschnitte: Wenn genügend Messwerte über den Zusammenhang zweier Grössen (x und y) vorliegen, wird die "Methode der gleitenden Durchschnitte" (Gebelein & Heite 1950) angewadt. Dazu werden die Wertepaare (x_i/y_i) nach der Grössenordnung der unabhängigen Variablen geordnet und in Gruppen gleichen Umfanges (Klassenbreite) eingeteilt, die sich um eine frei gewählte Anzahl Wertepaare überschneiden (Absatz). Für jede Gruppe werden dann die Mittelwerte beider Variablen errechnet und gegeneinander aufgetragen. Mit diesem Verfahren kann der Zusammenhang der beiden Grössen als relativ glatte "Trendlinie" dargestellt werden. In den Legenden der entsprechenden Bilder sind jeweils Klassenbreite und Absatz angegeben.

Mittlere Winkel sind in der Regel mit ihren mittleren Winkelabweichungen ($v \pm s$), mittlere Zeiten mit ihren Standardabweichungen ($t \pm S.D.$) angegeben.
Zeitangaben erfolgen in Mitteleuropäischer Zonenzeit (t), die zugleich lokale Zonenzeit in Tunesien ist, oder in wahrer Sonnenzeit (t_s).

7 Verzeichnis der Versuchsserien

Bezeichnung	Datum	Wageneinrichtung	Abschnitt in Kap. III
A_1	20.-21.7./17.-18.8.	oranges Plexiglas Sonnenabdeckung	1.1.1
A_2	6.6.-9.9.		1.1.2/5
A_3	25.7.-5.8.		1.3.1/5
A_4	25.7.-3.8.	oranges Plexiglas	1.3.2/5
A_5	22.-27.6.		1.3.1/3/5
A_6	18.-19.8.		1.3.1/3/5
$S_{1,2}$	12.8.	oranges Plexiglas Spiegelhalter b	1.1.2/1.2
S_3	28.-29.7.	oranges Plexiglas Spiegelhalter a	1.2
N_{1-8}	5.7.-22.7.	UV-Plexiglas Lampe	1.4.1
$N_{9,10}$	5.7.-22.7.	oranges Plexiglas	1.4.1
M_{1-4}	27.-29.6./26.-27.7.	UV-Plexiglas (Mond)	1.4.2
E_{1-4}	7.-14.7.	Ausschnittaufsatz	2.1
E_5	28.-30.8.	Sonnenabdeckung	2.1
$SP_{1,2}$	23.-25.7.		2.2/5
$SPa_{1,2}$	25.-29.7.		2.2
SP_{3a-c}	3.-10.7.	UV-Plexiglas	2.2/3/5
$SP_{4,5}$	7.- 8.7.		2.2
SP_6	21.-22.7.		3
P_{1-4}	8.- 9.8.	UV-Plexiglas	2.2/5
P_5	21.-24.7.	Sonnenabdeckung	2.2/5
$U_{1,2}$	16.-17.8.		4.1
$U_{3,4}$	9.-15.8.	oranges Plexiglas	4.1
U_9	4.8.		4.2
$U_{5,6}$	8.-9.7.	UV-Plexiglas	4.1
$U_{7,8}$	19.-21.8.		4.1

III ERGEBNISSE

1 Kompensation der Sonnenbewegung

1.1 Kontrollversuche

Im ersten Teil dieses Kapitels wird untersucht wie Cataglyphis kompensiert, wenn ihr nur die Sonne als Orientierungsreiz geboten wird. Der Wagenausschnitt ist deshalb immer - ausser bei den Nachtversuchen - mit dem orangen Plexiglas bedeckt. Ein erstes Kontrollexperiment soll klären, ob die gewählten Testbedingungen weitere Orientierungsmöglichkeiten zuverlässig ausschliessen. Dazu wird zusätzlich die Sonne abgeschirmt. Ist die Musterorientierung durch das orange Plexiglas unterbunden und sind auch keine anderen, unbekannten Orientierungsreize mehr gegeben, so sind desorientierte Läufe zu erwarten.
Ein weiteres Kontrollexperiment dient als Vergleichsbasis für die geplanten Haftexperimente. Den Versuchstieren wird die Sonne gezeigt. Sie werden nur kurz inhaftiert, nicht länger als es für die Ueberführung zum Testfeld nötig ist. Diese Serie erlaubt, die Sonnenorientierung unabhängig von eventuellen Kompensationsfehlern oder anderen, haftbedingten Störungen zu studieren.

1.1.1 Laufverhalten bei abgeschirmter Sonne

Serie A_1 umfasst 54 Tiere, die unter dem orangen Plexiglas bei abgedeckter Sonne getestet wurden. Die protokollierten Läufe sind so verwinkelt, dass sie mit der "Laufabschnittmethode" (vgl. Kap. II.5) ausgewertet wurden. Bild 17 zeigt die Verteilung der Laufrichtungen bezüglich der Sollrichtung (Dressurrichtung minus 180°). In Tabelle 2a sind die zugehörigen statistischen Werte angeführt. Im Rayleigh-Test (P_R-Werte) erweisen sich die Laufrichtungen aller Laufabschnitte als zufällig verteilt (ausgenommen 5. Laufabschnitt). Nach dem Stephens-Test (P_s-Wert) ist dessen Verteilung aber nicht ins Kompass-Soll ausgerichtet. Es muss ein Verhaltensmodus vorliegen, der nichts mit der Kompassorientierung zu tun hat. Qualitativ dasselbe Bild ergibt sich bei einer Prüfung

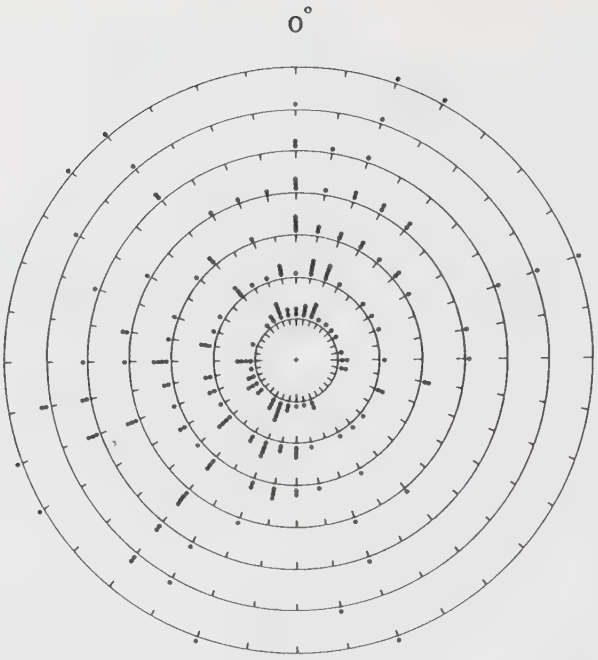


Bild 17: Serie A_1, auf die Sollrichtung (0°) bezogene Richtungswerte der ersten 7 Laufabschnitte (für die Darstellung auf 10° gerundet). Anzahl Versuchstiere: n = 54; +, Auflasspunkt.

der Daten auf bimodale Orientierung bezüglich der Sollrichtung. Für alle Laufabschnitte ist P_s $(r_{o2\beta}) < 0{,}05$. Auch eine bimodal-"kompasstreue" Orientierung ist also nicht nachweisbar. Trotzdem laufen die Versuchstiere nicht in gänzlich zufälligen Richtungen. Misst man die Richtungen nämlich nicht bezüglich der Sollrichtung, sondern bezüglich dem jeweiligen Sonnenstand zur Testzeit aus, ergeben sich für mehrere Laufabschnitte gesicherte Verteilungen (Tab. 2b). Ihre Mittelwerte sind für die Laufabschnitte 3 - 8 signifikant zur Sonne ausgerichtet. Mindestens jene Tiere, die sich weiter als 2 m vom Auflassort entfernen, laufen also mehrheitlich positiv-phototaktisch.[4] Offenbar reicht der Helligkeitskontrast des noch sichtbaren Himmelsteiles aus, um die Richtung grösster Helligkeit festzulegen. Diese Information scheint aber nicht für

Laufabschnitt [m]	n	v [Grad]	r	P_R	r_o	P_s	
1	54	290,2	0,16	> 0,05			a
2	53	274,4	0,16	> 0,05			
3	44	284,8	0,21	> 0,05			
4	29	322,7	0,27	> 0,05			
5	18	279,8	0,46	< 0,05	0,08	< 0,01	
6	11	265,5	o,34	> 0,05			
7	9	301,3	0,18	> 0,05			
8	7	284,2	0,11	> 0,05			
9	4	219,9	0,52	0,05			
1	54	17,3	0,13	> 0,05			b
2	53	358,8	0,19	> 0,05			
3	44	7,2	0,26	> 0,05	0,26	> 0,20	
4	29	14,0	0,37	> 0,01	0,36	> 0,20	
5	18	358,5	0,66	> 0,001	0,66	> 0,20	
6	11	350,8	0,76	> 0,001	0,75	> 0,10	
7	9	346,5	0,81	> 0,001	0,79	> 0,10	
8	7	341,0	0,77	> 0,01	0,73	> 0,10	
9	4	314,6	0,90	> 0,05	0,63	< 0,05	

Tab. 2: Kreisstatistische Daten der Serie A_1. a, Auswertung bezüglich der Sollrichtung; b, bezüglich des jeweiligen Sonnenazimutes zur Testzeit; n, Datenumfang pro Laufabschnitt; v, Vektorrichtung des Mittelwertes; r, Länge des Vektors (Streuung); P_R, Signifikanzgrad im Rayleigh-Test; r_o, Projektion des Vektors r auf die Bezugsrichtung; P_s, Signifikanzgrad im Stephens-Test.

eine Kompassorientierung verwendet zu werden. Trotz diesem klaren Resultat werden die Daten noch einer feineren Analyse unterzogen, denn beim Experimentieren entstand der Eindruck, einzelnen Tieren gelinge zu bestimmten Tageszeiten doch eine einigermassen kompasstreue Orientierung. Weil die Daten aus verschiedenen Jahreszeiten stammen, werden sie nicht nach der Tageszeit, sondern nach der Sonnenelevation zur Testzeit geordnet. Dadurch werden Laufrichtungen gemittelt, die bei identischen Reizbedingungen eingeschlagen wurden. Von den 54 getesteten Tieren überschritten nur 29 den

[4] Im deutschen Sprachraum wurde die grundlegende Terminologie zur Beschreibung der Raumorientierung von Kühn (1919) geschaffen. Seither wird jede der Orientierung dienende Bewegungsreaktion eine Taxis genannt. Je nach Art des wirksamen Reizes spricht man von Chemo-, Photo-, Geotaxis usw. Bewegt sich ein Tier auf die Reizquelle zu, so handelt es sich um eine positive, im entgegengesetzten Fall um eine negative Taxis.

vierten Messkreis. Das für eine Feinanalyse notwendige Datenvolumen ist deshalb nur für die 3 ersten Laufabschnitte gegeben. Die 54 Werte des ersten Laufabschnittes werden in 14er-Gruppen, die sich jeweils um 9 Werte überlappen, gegliedert und gemittelt. So können die Verteilungsparameter in Form "gleitender Mittelwerte" gegen die Sonnenelevation aufgetragen werden. Für den zweiten und dritten Laufabschnitt werden die in jeder Gruppe noch verbleibenden Werte (die kleinste Gruppe umfasst noch 9 Werte) gemittelt. Bild 18 zeigt das Ergebnis. Die r_o-Werte entwickeln sich mit der Sonnenelevation gegensinnig, je nachdem ob die Laufrichtungen be-

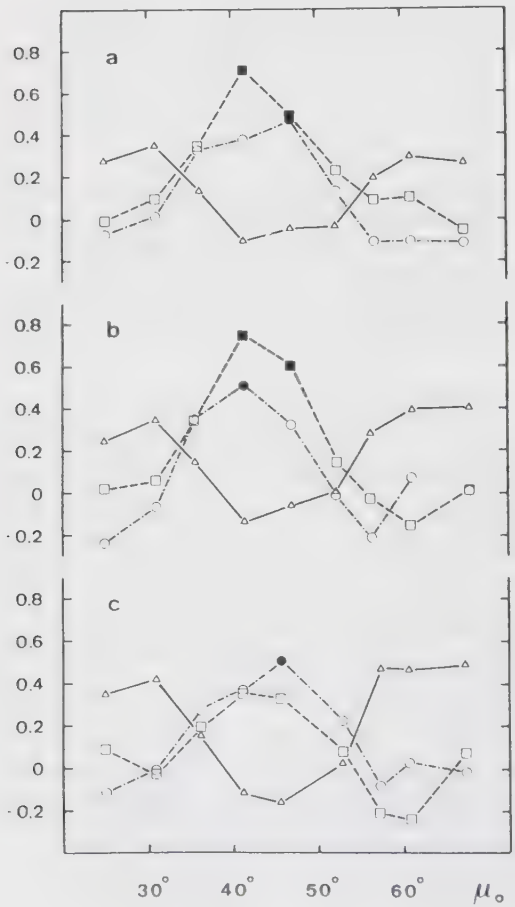


Bild 18: Serie A_1, Verteilungsparameter der ersten 3 Laufabschnitte, aufgetragen gegen die Sonnenelevation (μ_o). a, b, c: 1., 2., 3. Laufabschnitt; ○, auf die Sollrichtung bezogene $r_{o\beta}$ - Werte; □, auf die Sollrichtung bezogene $r_{o2\beta}$ - Werte; △, auf das Sonnenazimut bezogene $r_{o\beta}$ - Werte. Volle Symbole: signifikant in die Bezugsrichtung orientierte Verteilungen ($P_s > 0,10$).

züglich der Sollrichtung oder dem Sonnenazimut ausgemessen werden. Bei Sonnenelevationen zwischen etwa 40° und 50° scheint eine für die Kompassorientierung nützbare Reizkonstellation ihre untere Wirkschwelle zu erreichen. Es dominiert eine schwache kompasstreue Orientierung. Bei niedererem und höherem Sonnenstand überwiegt positive Phototaxis, allerdings ohne auf den ersten 3 Laufabschnitten signifikante Werte zu erreichen. Die für die ersten 2 Laufabschnitte gegenüber den $r_{o\beta}$ - Werten höheren $r_{o2\beta}$ - Werte zeigen, dass die Sollrichtung häufig mit ihrer Gegenrichtung verwechselt wird.

Welche physikalischen Grössen könnten dieser schwachen Kompassorientierung zugrunde liegen? Der spektrale Empfindlichkeitsbereich von Cataglyphis überschneidet sich mit der spektralen Transmissionskurve des orangen Plexiglases nur in einem kleinen Bereich von etwa 510 - 620 nm. In diesem Bereich ist die spektrale Unterschiedsempfindlichkeit der Ameisen gering (Kretz 1977). Die Verwendung des Spektralmusters ist deshalb unwahrscheinlich. Wie erwähnt, sollte auch das Polarisationsmuster in diesem Wellenlängenbereich unwirksam sein. Sicher ausser Betracht fällt es, weil es bei der fraglichen Sonnenhöhe eine eindeutige, unimodale Orientierung ermöglichen würde. Als wahrscheinlichste Ursache bleibt das Helligkeitsmuster übrig. Bild 19 zeigt die Transmissionseigenschaften der Atmosphäre für Licht von 644 nm auf einem horizontparallelen Halbkreis in 23,6° Höhe, also gerade über dem Wagenrand. Die Angaben stammen aus der Arbeit von Coulson, Dave & Sekera (1960). Die 4 gezeigten Kurven entsprechen den Verhältnissen bei 4 verschiedenen Sonnenhöhen unter Berücksichtigung einer relativ hohen Reflektion von der Erdoberfläche (A = 0,8). Sie können als relative Helligkeitsangaben gelesen werden. Sie zeigen, dass das Helligkeitsmuster (des betrachteten Höhenkreises) am kontrastreichsten bei niederem, am kontrastärmsten bei hohem Sonnenstand ist. Die relative Lichtintensität verhält sich genau umgekehrt. Die Lage der Kurven zueinander sowie ihre Form ändern sich nicht wesentlich für Licht von 546 nm. Auch schwächere Bodenreflektionen wirken sich kaum aus. Auf höher über Horizont liegenden Höhenkreisen nimmt sowohl die relative Lichtintensität als auch der Kontrast ab. Diese Verhältnisse lassen vermuten, dass bei niede-

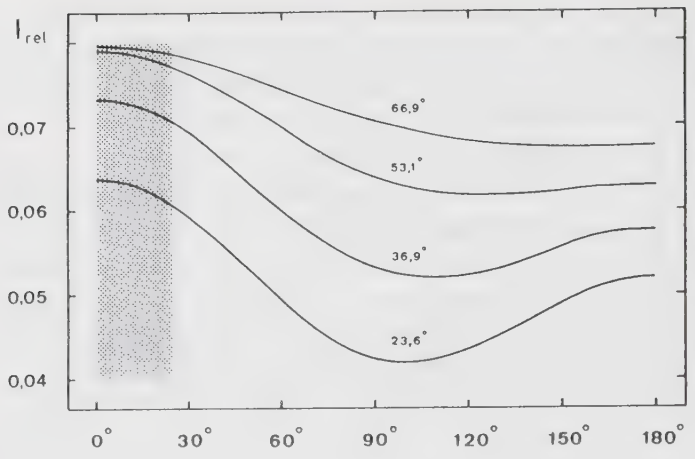


Bild 19: Helligkeitsverteilung am Himmel auf einem Höhenkreis von 23,6°, für Licht von 644 nm und 4 verschiedenen Sonnenelevationen (Gradangaben an den Kurvenzügen). Abszisse: betrachtete Himmelsrichtung, gemessen in Grad vom Sonnenvertikal (0°). Ordinate: relative Lichtintensität. Geschätzte Bodenreflektion: A = 0,8. Gerasterter Bereich: vom Sonnenschirm verdeckter Himmelsteil (ca 25° links und rechts des Sonnenvertikals).

rem und hohem Sonnenstand der relative Kontrast für die Kompassorientierung nicht ausreicht. Die Bimodalität der Kompassorientierung bei mittleren Sonnenelevationen muss auf die 2 Maxima der Helligkeitsverteilung (in Richtung der Sonne und der Antisolaren) zurückgeführt werden. Mindestens in dem unter dem orangen Plexiglas stark eingeschränkten Spektralbereich ist die Sonne, optisch gesehen, nichts anderes als ein ausgezeichneter Punkt des Helligkeitsmusters, die Sonnenorientierung somit eine "Helligkeitsmusterorientierung". Es erstaunt deshalb nicht, wenn eine schwache Kompassorientierung noch nachweisbar ist, solange das Helligkeitsmuster des Himmels nicht gänzlich unterdrückt wird. Gegen die Annahme eines qualitativ anderen, unbekannten Orientierungsparameters spricht auch, dass die Kompassorientierung entscheidend besser und zu jeder Tageszeit möglich ist, sobald die Sicht auf die Sonne freigegeben wird (vgl. Kap. III.1.1.2).

Ausdrücklich soll erwähnt werden, dass das verbleibende Helligkeitsmuster jederzeit eine positive Phototaxis ermöglicht, sein Kontrast also zur eindeutigen Festlegung einer ausgezeichneten Richtung ausreicht. Trotzdem wird diese Information kaum für die Kompassorientierung verwendet. Die Ursache für dieses Verhalten ist deshalb nicht in der Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane, sondern zentralnervös, bei einer die Reizbedingungen wertenden Instanz zu suchen.

1.1.2 Orientierung nach kurzen Haftzeiten

Die Tiere der Kontrollserie A_2 absolvierten ihren Rücklauf ebenfalls unter dem orangen Plexiglas, aber bei freier Sicht auf die Sonne. Unter diesen Bedingungen sind die Läufe geradlinig genug für eine Auswertung mit der graphischen Methode. Von den in Abschnitt 1.3 angeführten Haftexperimenten unterscheidet sich diese Serie nur dadurch, dass jedes einzelne Tier sofort nach dem Fang (zu Fuss und per Auto) auf die Testfläche überführt wurde. Die für den Transport notwendige Haftzeit betrug im Mittel $2{,}94 \pm 0{,}98$ min. Auch unter diesen Testbedingungen tritt ein "Phototaxiseffekt" auf, äussert sich aber in anderer Form. Während die Tiere der Serie A_1 höchstens eine erste, kurze Strecke kompasstreu laufen und dann eine reine Phototaxis zeigen, treten bei Serie A_2 beide Verhaltensmodi zugleich auf. Dies führt zu einer Kompromissrichtung, die während des ganzen Rücklaufes bis zum Abknickpunkt eingehalten wird. Bild 20 veranschaulicht die Situation. Ist α der Winkel, den ein Tier bei kompasstreuer Orientierung zum Sonnenvertikal einzuhalten hätte (im folgenden "Sonnenwinkel" genannt), so hält es in Wirklichkeit den Winkel β (Laufwinkel) zur Sonne ein. Die durch den Phototaxiseffekt bedingte Abweichung von der Sollrichtung beträgt $\alpha - \beta$. Steht die Sonne "linkerhand", so weichen die Tiere nach links von der Sollrichtung ab und umgekehrt. Sie halten also immer einen zu kleinen Sonnenwinkel ein. Kompensationsfehler würden sich ebenfalls in einer Abweichung von der Sollrichtung äussern, diese Fehlerquelle entfällt aber dank den sehr kurzen Haftzeiten. Serie A_2 ermöglicht

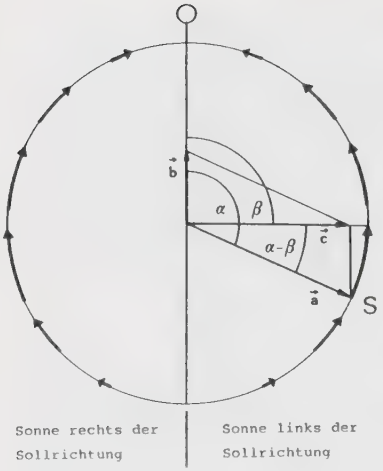


Bild 20: Qualitative Beschreibung des Phototaxiseffektes. S, Sollrichtung; o, Sonne; $\vec{a}$, Bewegungstendenz in Sollrichtung; $\vec{b}$, phototaktische Bewegungstendenz; $\vec{c}$, resultierende Laufrichtung; α, Sonnenwinkel; β, Laufwinkel; $\alpha - \beta$, Phototaxisfehler. Pfeile auf dem Kreis: Je nach Sollrichtung auftretende, vom Phototaxiseffekt bedingte Abweichungen von der Sollrichtung. Die Sollrichtung ist jeweils an der Pfeilbasis zu denken.

deshalb, den Phototaxiseffekt quantitativ zu erfassen, so dass er dann in den Haftexperimenten von den interessierenden Kompensationsfehlern getrennt werden kann. Wie Bild 20 andeutet, ändert sich der Betrag des Phototaxisfehlers mit dem Sonnenwinkel. Zusätzlich hat er sich auch noch als von der Sonnenelevation abhängig erwiesen. Bei der Erhebung der Daten wurde deshalb (durch die Wahl geeigneter Tageszeiten und Dressurrichtungen) darauf geachtet, dass bei vergleichbaren Sonnenelevationen alle möglichen Sonnenwinkel (Datengruppe 1) und für vergleichbare Sonnenwinkel alle möglichen Sonnenelevationen (Datengruppe 2) auftraten. Auf diese Weise kann der Einfluss der beiden Parameter getrennt gemessen werden. Datengruppe 2 demonstriert die Abhängigkeit des Phototaxisfehlers von der Sonnenelevation. Die Sollrichtungen lagen für alle Versuchstiere im Bereich von 60° - 90° links und rechts der Sonne. Für sehr niedere Sonnenelevationen konnten keine Daten gesammelt werden, da dann die Sonne vom Wagenrand abgedeckt wurde. Wie man in Bild 21 sieht, wächst der Phototaxisfehler mit zunehmender Sonnenelevation (unabhängig davon, ob die Sonne nun links oder rechts der Sollrichtung steht). Die Daten von Tieren mit gegensinnigen, aber gleich grossen Sonnenwinkeln können deshalb zusammengelegt werden.

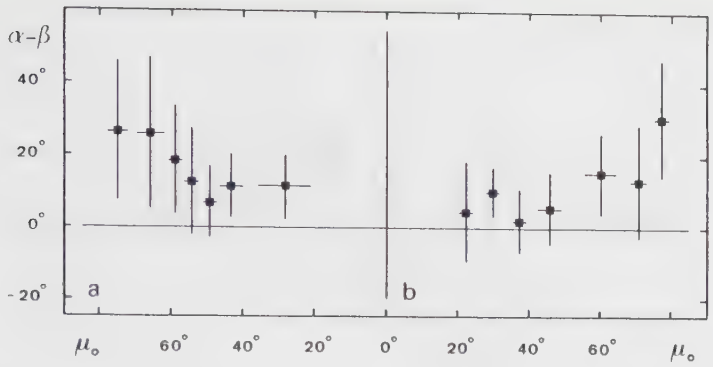


Bild 21: Abhängigkeit des Phototaxisfehlers ($\alpha - \beta$) von der Sonnenelevation (μ_o). Positive Werte zeigen eine Abweichung von der Sollrichtung zur Sonne hin an. Gegenübergestellt sind die Daten von Tieren, deren Sollrichtung links (Teilbild a: n = 56; Klassenbreite: 8; Absatz: 8) und rechts (Teilbild b: n = 52; Klassenbreite: 10; Absatz: 7) des Sonnenvertikals lag. Die Sonnenwinkel liegen für beide Gruppen im Bereich von 60° - 90°.

Bild 22 zeigt sämtliche Daten der Serie A_2 , geordnet nach Sonnenelevation und Sonnenwinkel. Zur Quantifizierung der Abhängigkeit des Phototaxisfehlers vom Sonnenwinkel wurden aus diesem Material jene Daten entnommen, die bei Sonnenelevationen von 70° - 80° (Mittelwert: 74,7° ± 2,8°) gesammelt wurden (Datengruppe 1). Bild 23 (S. 55) zeigt das Ergebnis.

Die eingepassten Kurven wurden nach folgenden Ueberlegungen bestimmt: Offenbar treten unter den gegebenen Orientierungsbedingungen zwei Bewegungstendenzen auf, die eine weist in Sollrichtung, die andere zur Sonne. Beschreibt man die beiden Bewegungstendenzen als Vektoren ($\vec{a}$ und $\vec{b}$ in Bild 20), deren Längenverhältnis (a:b) dem Stärkenverhältnis der beiden Bewegungstendenzen entspricht, so muss die Laufrichtung dem resultierenden Vektor ($\vec{c}$) entsprechen. Nach dem Sinussatz gilt:

$$\frac{a}{\sin(\alpha - \beta)} = \frac{b}{\sin \beta}$$

Der erwartete Laufwinkel (β) ergibt sich nach einer Umformung:

$$\operatorname{tg} \beta = \frac{b \sin \alpha}{a + b \cos \alpha}$$

Da nicht die absoluten Beträge von a und b, sondern nur ihr Verhältnis von Bedeutung ist, kann b = 1 gesetzt werden:

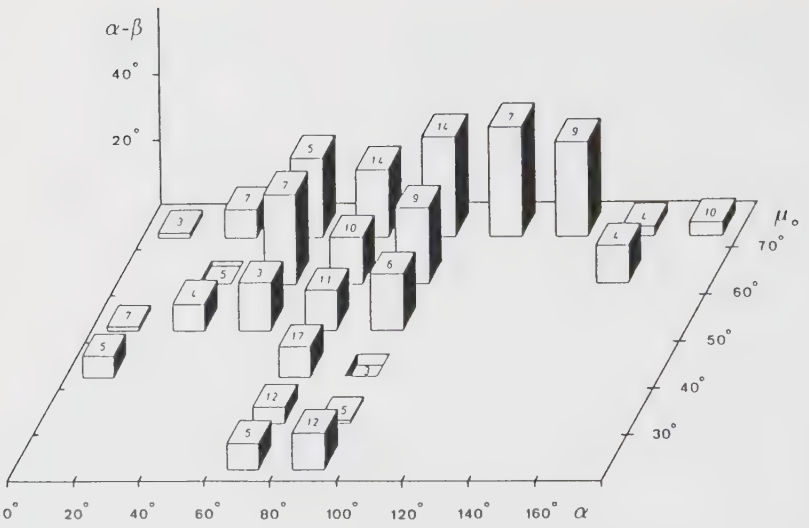


Bild 22: Abhängigkeit des Phototaxisfehlers ($\alpha - \beta$) vom Sonnenwinkel (α) und von der Sonnenelevation (μ_o). Die Säulenhöhe entspricht dem mittleren Phototaxisfehler der unter den entsprechenden Bedingungen getesteten Tiere. Die Säulenaufschrift gibt den jeweiligen Stichprobenumfang an. n = 198..

$$\operatorname{tg} \beta = \frac{\sin \alpha}{a + \cos \alpha} \qquad (1)$$

Die Grösse a ist jetzt ein Mass für die Stärke der phototaktischen Bewegungstendenz. Für den Phototaxisfehler gilt:

$$\alpha - \beta = \alpha - \operatorname{arctg} \left[\frac{\sin \alpha}{a + \cos \alpha} \right] \qquad (2)$$

Formel 2 liefert eine gute Näherung, wenn a = 0,58 eingesetzt wird, aber nur für den Bereich $0^\circ \leq \alpha \leq 115^\circ$. Bis zu einem Sonnenwinkel von 115° bleibt offenbar das Verhältnis der beiden Bewegungstendenzen konstant. Bei grossen Sonnenwinkeln nimmt aber die phototaktische Tendenz ab. Für den Bereich von $115^\circ \leq \alpha \leq 180^\circ$ erhält man eine gute Anpassungskurve, wenn man die Variable a linear auf Null abnehmen lässt. Die entsprechende Geradengleichung lautet:

$$a = \frac{0{,}58}{65} (180 - \alpha)$$

Für den Bereich $115^\circ \leq \alpha \leq 180^\circ$ gilt dann:

$$\operatorname{tg} \beta = \frac{\sin \alpha}{\frac{0{,}58}{65} (180 - \alpha) + \cos \alpha}$$

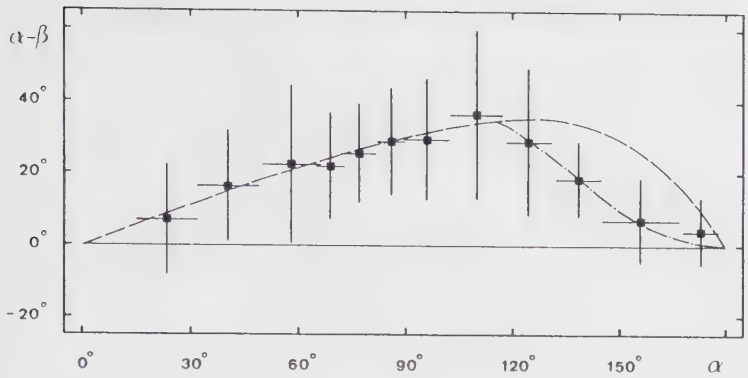


Bild 23: Datengruppe 1: Abhängigkeit des Phototaxisfehlers ($\alpha - \beta$) vom Sonnenwinkel (α). n = 76; Klassenbreite: 10; Absatz: 6; mittlere Sonnenelevation: $74,7° \pm 2,8°$; Kreuze: Empirische Werte und deren mittlere Winkelabweichungen. ————, Näherungskurve für den Bereich $0° \leqslant \alpha \leqslant 115°$ nach Formel 2; ————, Näherungskurve für den Bereich $115° \leqslant \alpha \leqslant 180°$ nach Formel 3.

und:

$$\alpha - \beta = \alpha - \operatorname{arctg}\left[\frac{\sin\alpha}{\frac{0,58}{65}(180 - \alpha) + \cos\alpha}\right] \qquad (3)$$

Datengruppe 2 zeigt die Abhängigkeit des Phototaxiseffektes von der Sonnenelevation. Ihre Sonnenwinkel lagen im Bereich von 60° - 90° (Mittelwert: $\alpha = 76,6° \pm 7,8°$). Bild 24 zeigt die zusammengelegten Daten von Bild 21 (S. 53). Auch dieser Zusammenhang lässt sich am besten durch einen 2-phasigen Kurvenzug beschreiben. Für den Bereich $20° \leqslant \mu_o \leqslant 54°$ wurde folgende Potenzfunktion ausgesucht:

$$\alpha - \beta = \frac{\mu_o^4}{6,95 \cdot 10^5} - \frac{\mu_o}{4,1} + 13 \qquad (4)$$

Für den Bereich $54° \leqslant \mu_o \leqslant 80°$ beschreibt eine Gerade die empirischen Werte gut, die, an die Potenzfunktion anschliessend, den durch Datengruppe 1 gewonnenen Kurvenzug schneidet. Eine Koordinate dieses Schnittpunktes ist gegeben durch die mittlere Sonnenelevation der Datengruppe 1: $\mu_o = 74,7°$. Die zweite ist erhältlich durch Einsetzen des mittleren Sonnenwinkels von Gruppe 2 in Formel 2:

$$\alpha - \beta = 76,6 - \operatorname{arctg}\left[\frac{\sin 76,6}{0,58 + \cos 76,6}\right] = 26,4$$

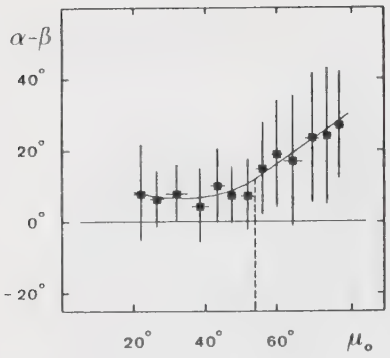


Bild 24: Datengruppe 2: Abhängigkeit des Phototaxisfehlers ($\alpha - \beta$) von der Sonnenelevation (μ_o). Die Daten sind mit den in Bild 21 gezeigten identisch, jetzt aber in eine Stichprobe zusammengelegt. n = 108; Klassenbreite: 12; Absatz: 8; Mittlerer Sonnenwinkel: $\alpha = 76{,}6^\circ \pm 7{,}8^\circ$; Anpassungskurve im Bereich $20^\circ \leq \mu_o \leq 54^\circ$ (bis zur gestrichelten Linie) nach Formel 4, im Bereich $54^\circ \leq \mu_o \leq 80^\circ$ nach Formel 5.

Die Näherungsgerade für den Bereich $54^\circ \leq \mu_o \leq 80^\circ$ geht folglich durch die 2 Punkte:

μ_o	$\alpha - \beta$	
54,0°	12,1°	(errechnet nach Formel 4)
74,7°	26,4°	

Die Geradengleichung lautet:

$$\alpha - \beta = 0{,}691\,\mu_o - 25{,}2 \qquad (5)$$

Damit nun der Phototaxisfehler in Abhängigkeit beider Parameter, Sonnenwinkel und Sonnenelevation, zugleich beschrieben werden kann, muss anhand der beiden empirisch belegten Kurvenzüge auf den ganzen Werteraum ($\alpha - \beta$) geschlossen werden. Dazu wird angenommen, dass beide Kurvenzüge ihre Form im ganzen Werteraum beibehalten und einander lediglich quantitativ modifizieren. Wegen der 2-Phasigkeit beider Kurvenzüge zerfällt der Wertebereich in 4 Bereiche, in denen verschiedene Formeln gelten:

1) Für den Bereich $0^\circ \leq \alpha \leq 115^\circ$ und $54^\circ \leq \mu_o \leq 80^\circ$ ist a gegenüber dem Sonnenwinkel konstant und nur von der Sonnenelevation abhängig. Für den mittleren Sonnenwinkel der Datengruppe 2 gilt:

$$\alpha - \beta = 76{,}6 - \operatorname{arctg}\left[\frac{\sin 76{,}6}{a + \cos 76{,}6}\right]$$

Eingesetzt in Formel 5, ergibt sich für a:

$$a = \frac{\sin 76{,}6}{\operatorname{tg}\,(101{,}8 - 0{,}691\,\mu_o)} - \cos 76{,}6 \qquad (6)$$

2) Für den Bereich $0^\circ \leq \alpha \leq 115^\circ$ und $20^\circ \leq \mu_o \leq 54^\circ$ ist a ebenfalls nur von der Sonnenelevation abhängig:

$$a = \frac{\sin 76{,}6}{\operatorname{tg}\left[63{,}6 - \frac{\mu_o^4}{6{,}95 \cdot 10^5} - \frac{\mu_o}{4{,}1}\right]} - \cos 76{,}6 \qquad (7)$$

3) Für den Bereich $115° \leq \alpha \leq 180°$ und $54° \leq \mu_o \leq 80°$ gilt:

$$a = \left[\frac{\sin 76{,}6}{\operatorname{tg}\ (101{,}8 - 0{,}691\,\mu_o)} - \cos 76{,}6\right] \cdot \left[\frac{180 - \alpha}{65}\right] \qquad (8)$$

4) Für den Bereich $115° \leq \alpha \leq 180°$ und $20° \leq \mu_o \leq 54°$ gilt:

$$a = \left\{\frac{\sin 76{,}6}{\operatorname{tg}\left[63{,}6 - \frac{\mu_o^4}{6{,}95 \cdot 10^5} - \frac{\mu_o}{4{,}1}\right]} - \cos 76{,}6\right\} \cdot \left\{\frac{180 - \alpha}{65}\right\} \qquad (9)$$

Werden für die vier Bereiche die Formeln 6 - 9 in Formel 2 eingesetzt, ergibt sich die in Bild 25 wiedergegebene, gekrümmte Fläche. Sie enthält die zu erwartenden Phototaxisfehler für alle Kombinationen von Sonnenwinkel- und Elevationswerten. Ein Vergleich mit Bild 22 (S. 54) gibt einen Eindruck, in welchem Ausmass die vorgenommene Quantifizierung durch empirische Werte gesichert ist.

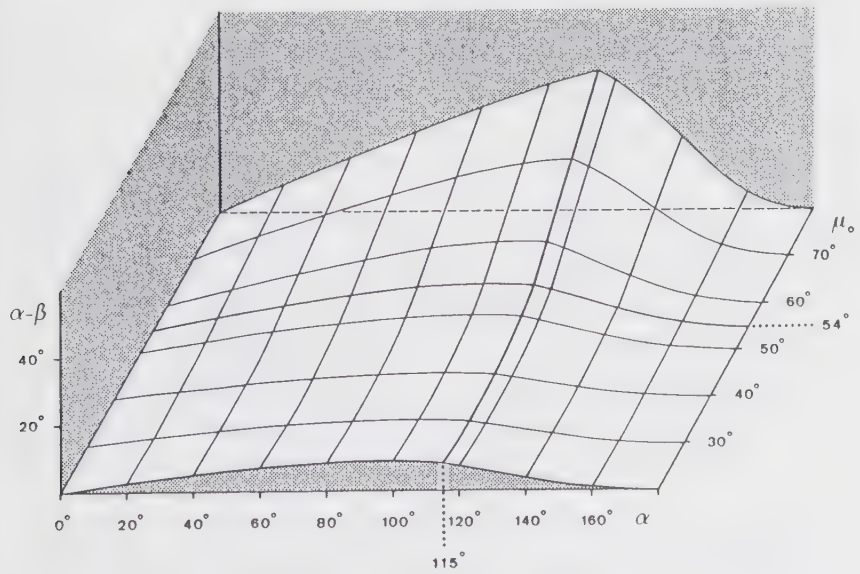


Bild 25: Abhängigkeit des Phototaxisfehlers ($\alpha - \beta$) von der Sonnenelevation (μ_o) und vom Sonnenwinkel (α), nach den Formeln 2 und 6 - 9 kombiniert.

Mit Serie A_2 lässt sich zwar zeigen, dass der Phototaxisfehler mit der Sonnenelevation korreliert ist, nicht aber, dass dieser Parameter auch Ursache dieser Abweichung ist. Es wäre denkbar, dass irgend ein anderer, ebenfalls mit der Tageszeit gekoppelter Parameter, eventuell eine endogene Grösse, den Zusammenhang vortäuscht. In einem weiteren Kontrollexperiment wurden deshalb Sonnenhöhe und Tageszeit durch eine Spiegelung der Sonne entkoppelt. Innerhalb von 11 min wurden 20 aus demselben Nest kommende Ameisen gefangen und mit der in Bild 14 (S. 36) gezeigten Spiegelapparatur (Spiegelhalter b) getestet. Der Wagenausschnitt war wiederum mit dem orangen Plexiglas bedeckt. Der Spiegel wurde abwechselnd so eingestellt, dass jeweils ein Tier die gespiegelte Sonne in 35° (Serie S_1), das nächste sie in 75° Höhe (Serie S_2) sah:

Serie	Elevation der gespiegelten Sonne [Grad]	Mittlere Sonnenelevation zur Testzeit [Grad]
S_1	75	31,8 ± 7,0
S_2	35	33,0 ± 7,0

Dressur- und Testbedingungen waren damit für beide Serien identisch, ausser der gebotenen Sonnenelevation. Wegen der erschwerten Handhabung des Wagens gerieten die Testläufe etwas weniger geradlinig als bei Serie A_2 . Die Auswertung erfolgte deshalb mit dem Laufabschnittverfahren. In beiden Serien sind die ersten 5 Laufabschnitte signifikant orientiert (Tab. 3). Ihre mittleren Richtungswerte sind in Bild 26 dargestellt. Die Tiere der Serie S_1 , welche die Sonne höher stehend sahen, weichen - wie nach dem vermuteten Zusammenhang zwischen der Sonnenelevation und dem Phototaxisfehler zu erwarten - mehr zur Sonne hin ab. Wegen der (vor allem bei Serie S_1) starken Streuung lassen sich aber nur die Mittelwerte des 4. Laufabschnittes signifikant unterscheiden ($P_F < 0,05$).

Die Grössenordnung der phototaktischen Abweichungen lässt sich nicht mit Serie A_2 vergleichen, weil sich die Tiere der Serien $S_{1,2}$, bedingt durch den gewählten Experimentablauf, im Mittel 82 ± 32 min in Haft befanden. Zum Phototaxisfehler könnte also noch ein Kompensationsfehler hinzutreten. Er müsste aber bei bei-

Serie	Laufabschnitt [m]	n	$\nu \pm s$ [Grad]	P_R
S_1	1	10	343,9 ± 46,7	< 0,010
	2	10	334,8 ± 22,8	< 0,001
	3	8	336,7 ± 20,7	< 0,001
	4	7	323,6 ± 19,7	< 0,001
	5	4	334,9 ± 19,6	< 0,025
	6	2	322,0 ± 11,0	
	7	1	312	
S_2	1	10	347,9 ± 9,8	< 0,001
	2	10	340,2 ± 15,6	< 0,001
	3	8	345,4 ± 15,0	< 0,001
	4	8	350,8 ± 12,3	< 0,001
	5	5	349,8 ± 7,1	< 0,001
	6	3	351,0 ± 9,9	
	7	2	342,0 ± 15,0	

Tab. 3: Kreisstatistische Daten der Serien S_1 und S_2.

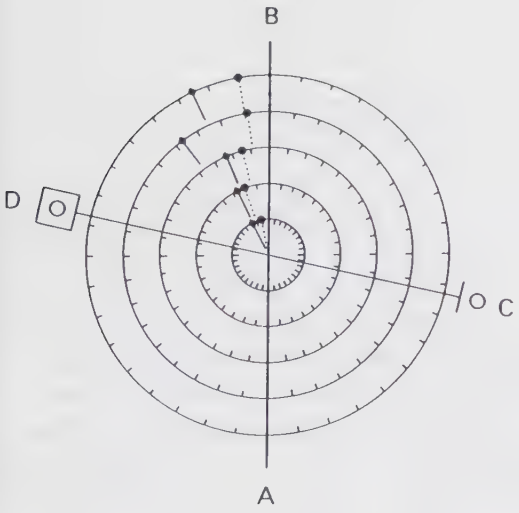


Bild 26: Mittlere Laufrichtungen der Serien S_1 (—◆) und S_2 (····●). A, der Dressur entsprechende Sollrichtung; B, Sollrichtung bezüglich der gespiegelten Sonne; C, mittlere Lage der durch den Pavatexschirm verborgenen Sonne: 102,8° ± 5,2°; D, mittlere Lage der gespiegelten Sonne: 282,8° ± 5,2°.

den Seriengleich gross sein, so dass für die gestellte Frage nur die Laufrichtungsdifferenz entscheidend ist.

Weder die Beweiskraft der Spiegelserien $S_{1,2}$ noch der Datenumfang der Serie A_2 mögen für die geplante Trennung von Phototaxis- und

Kompensationsfehler befriedigend erscheinen. Es wird sich aber eine Möglichkeit bieten, die Uebertragung der Verhältnisse auf die Haftexperimente zu überprüfen (vgl. Kap. III.1.3.1). Dagegen vermögen die Spiegelserien die Zweifel zu beseitigen, die vielleicht bei Serie A_1 über die unter dem orangen Plexiglas wirksamen Orientierungsparameter verbleiben: Unter der um 180° gespiegelten Sonne liefen die Tiere tatsächlich um 180° verkehrt. Sie richteten sich also ausschliesslich nach der gespiegelten Sonne, obwohl durch das orange Plexiglas noch ungespiegelte Himmelsteile sichtbar waren.

1.2 Bedeutung der Sonnenhöhe

Die Trennung von Sonnenhöhe und Tageszeit mit Hilfe des Spiegels entkoppelt zugleich die Beziehung zwischen Azimut und Elevation der Sonne. Spiegelexperimente liefern deshalb auch Hinweise, welche der in Kap. I.6 aufgezählten Kompensationsmethoden verwirklicht sein könnte. Schon Duelli (1974) prüfte 10 Ameisen im Spiegelversuch. Er bot die gespiegelte Sonne 30° zu hoch, konnte aber keinen Einfluss auf die Richtungswahl feststellen.[5] Auch die Tiere der bereits in Kap. III.1.1.2 vorgestellten Serie S_1 sahen die gespiegelte Sonne in 75° Elevation, im Mittel etwa 43° zu hoch. Am Testtag (12.8.) erreichte die Sonne maximal nur 70° Höhe. Hätten die Versuchstiere (nach Methode 1) versucht, von der sichtbaren Elevation der Sonne auf deren Azimut zu schliessen, hätten sie die gespiegelte bestenfalls mit der kulminierenden Sonne identifizieren können, sie demzufolge als im Süden stehend annehmen müssen. Dann hätten sie sich 17° links der gespiegelten Sonne halten müssen (vgl. Bild 26, S. 59). Die gefundenen Laufrichtungen liegen aber trotz des Phototaxiseffektes viel näher bei der Erwartungsrichtung, die der Annahme entspricht, für die Richtungswahl sei

---

[5] Batschelet (1981) wies zwar nach, dass sich die Laufrichtungen dieser 10 Tiere signifikant von jenen der Kontrolltiere unterscheiden. Die Differenz ist aber sehr viel kleiner, als zu erwarten wäre, falls die Ameisen von der Elevation auf das Azimut der Sonne schliessen würden.

allein das gesehene Sonnenazimut entscheidend.
Hätten die Ameisen das Sonnenazimut über die Beziehung zwischen Tageszeit und Sonnenelevation erschlossen (Methode 2), so wären sie mit einem Widerspruch zwischen Zeitsinn und Sonnenelevation konfrontiert worden. Die gebotene Sonnenelevation entsprach am ehesten der mittäglichen, der Test fand aber nachmittags, von 15.30 - 17.17 Uhr statt. Die Tiere hätten folglich desorientiert sein, einen Kompromisswinkel einschlagen oder, sich auf die Elevationsmessung verlassend, ebenfalls 17° links der gebotenen Sonne laufen müssen.
Das umgekehrte Experiment, eine Spiegelung der Sonne in eine zu niedere Elevation (Serie S_3), wurde mit dem einfachen Spiegelhalter a (Bild 14, S. 36) vor Serie S_1 durchgeführt. 16 an einen nördlichen Futterplatz dressierte Tiere wurden gefangen und über die Mittagszeit (12.16 ± 20 min) getestet. Ihre Sollrichtung wäre folglich Süden gewesen, wäre nicht das Sonnenazimut um 119° im Uhrzeigersinn verschoben, die Elevation um im Mittel 35,7° erniedrigt worden. Die Streuung der Laufrichtungen ist wohl wegen der weniger stabilen Spiegelhalterung etwas grösser ausgefallen als bei den Serien $S_{1,2}$. Trotzdem sind die Verteilungen der ersten 7 Laufabschnitte signifikant ausgerichtet (Tab. 4). In Bild 27 (S. 62) sind die den verschiedenen Kompensationsmethoden zugehörigen Erwartungsrichtungen angegeben. Die tatsächlich eingehaltenen Laufrichtungen kommen der Erwartung für Methode 3 am nächsten,

Laufabschnitt [m]	n	Laufazimut $\nu \pm s$ [Grad]	p_R
1	16	270,7 ± 44,5	< 0,001
2	16	264,1 ± 36,6	< 0,001
3	16	271,7 ± 37,8	< 0,001
4	16	278,6 ± 29,5	< 0,001
5	15	290,2 ± 29,3	< 0,001
6	15	290,1 ± 26,7	< 0,001
7	15	293,0 ± 27,2	< 0,001

Tab. 4: Kreisstatistische Daten der Serie S_3. ν bedeutet diesmal nicht den mittleren Laufwinkel zu einer bestimmten Erwartungsrichtung, sondern zur Nordrichtung.

d. h. die Ameisen halten einen etwa um den Betrag der Sonnenwanderung während der Haft (Mittelwert: 57 ± 11 min) korrigierten Winkel zur gespiegelten Sonne ein. Dem Parameter "Sonnenelevation" kommt offensichtlich keine Bedeutung zu. Auch Hypothese 4,

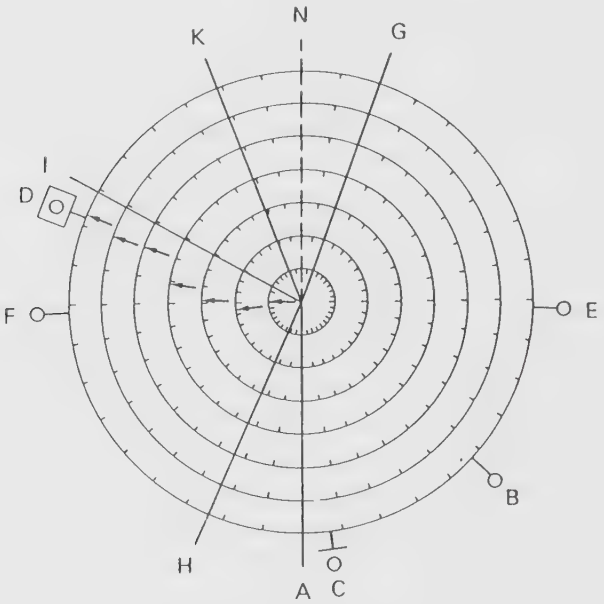


Bild 27: Mittlere Laufrichtungen der Serie S_3 (⟶) und die Erwartungsrichtungen nach verschiedenen Hypothesen (durchgezogene Linien). N, Norden (Dressurrichtung); A, Sollrichtung nach den Umweltparametern, zugleich Erwartungsrichtung für eine Orientierung nach nicht wagengebundenen Parametern; B, mittlere Lage der Sonne zur Fangzeit: 133,2° ± 4,7°; C, mittlere Lage der abgedeckten Sonne zur Testzeit: Azimut 173,0° ± 15,9°, Elevation 73,7° ± 0,7°; D, mittlere Lage der gespiegelten Sonne: Azimut 292,0° ± 15,9°, Elevation 38°; E, Azimut der Sonne, als sie am Morgen des Testtages in 38° Höhe stand: 92°; F, Azimut der nachmittags in 38° Höhe stehenden Sonne: 268°; G, Erwartungsrichtung bezüglich der gespiegelten Sonne, falls die Versuchstiere aus der gesehenen Elevation auf das zugehörige, morgendliche Sonnenazimut schliessen würden: 20°; H, Erwartungsrichtung, falls auf das nachmittägliche Sonnenazimut geschlossen würde: 204°; I, Erwartungsrichtung, falls die Sonnenelevation für die Richtungswahl ohne Bedeutung wäre: 299°; K, Erwartungsrichtung, falls der zur Fangzeit richtige Sonnenwinkel zur gespiegelten Sonne eingehalten würde, also die Sonnenwanderung während der Haftzeit (Mittelwert: 57 ± 11 min) nicht kompensiert würde: 338,8° ± 11,6°. (Winkelbeziehungen: A - B = K - D; A - E = G - D; F - A = D - H; D - C = I - A)

welche voraussetzt, dass die Bewegung der Sonne direkt ausgemessen werden kann, ist mit Sicherheit auszuschliessen. Solche Messungen könnten an der im Spiegel tanzenden Sonne weder präzis genug durchgeführt werden, noch würden sie die richtigen Werte liefern.

Die Spiegelversuche ermöglichen folgende Schlüsse:

(1) Cataglyphis muss einen Zeitsinn besitzen, denn alle noch in Frage kommenden Kompensationsmethoden fordern einen solchen.

(2) Die Beziehung zwischen der Tageszeit und dem Sonnenazimut ist bekannt.

Schluss 2 kann nun differenzierter hinterfragt werden: Ist die Sonnenazimutkurve genau bekannt oder sind einfachere Methoden verwirklicht, die zu ähnlichen Resultaten führen (Methoden 4, 5 oder 6)?

1.3 Verrechnungsgenauigkeit der täglichen Sonnenbewegung

1.3.1 Kompensation einer einstündigen Haftzeit

Es ist nicht direkt messbar, welche Azimutwinkelgeschwindigkeit die Ameisen der Sonne in einem diskreten Zeitpunkt zuordnen, sondern nur, um welchen Winkel sie deren Bewegung für eine bestimmte Haftperiode kompensieren. Die gemessenen Kompensationswinkel (ω_s) müssen deshalb dem Winkel ω_o, den die Sonne zwischen Fang- und Testzeit zurücklegt, gegenübergestellt werden. Dieser wird Azimutdifferenzwinkel genannt. Seine Berechnung ist im Anhang (S. 145) beschrieben. Die Azimutdifferenzkurve beschreibt den Tagesgang von ω_o. Sie sieht der Azimutwinkelgeschwindigkeitskurve ähnlich. Ihre Amplitude wird aber mit zunehmender Haftzeit immer kleiner.

Serie A_3 dient dem Vergleich der beiden Grössen ω_o und ω_s. Sie wurde in den 12 Tagen vom 25.7. - 5.8. durchgeführt. Ueber alle Tageszeiten verteilt, hatten insgesamt 178 Tiere ihren Rücklauf nach genau 1 h Haftzeit unter dem orangen Plexiglas zu absolvieren. Die Sicht auf die Sonne war freigegeben. Die Auswertung erfolgte nach dem graphischen Verfahren.

Wie nach Serie A_2 zu erwarten tritt auch bei Serie A_3 ein Phototaxiseffekt auf. Abweichungen von der Sollrichtung sind jetzt aber durch 2 mögliche Fehlerquellen bedingt. Der auf einen Kompensationsfehler zurückzuführende Teil muss mathematisch vom Phototaxisfehler getrennt werden. Die mit Serie A_2 gewonnene Quantifizierung des Phototaxiseffektes kann dazu erst benützt werden, wenn geprüft ist, ob die einzige Versuchsbedingung, die Serie A_3 von Serie A_2 unterscheidet, die verlängerte Haftzeit, die Grössenordnung des Phototaxiseffektes unbeeinflusst lässt. Bild 28 erläutert das Prüfverfahren. Für jeweils 2 parallel durchzuführende Testgruppen wird die Dressurrichtung so gewählt, dass die Sonne zur Testzeit für die eine Gruppe rechts ihrer objektiven Sollrichtung (α_{OR}), für die andere links davon (α_{OL}) steht. Zur gleichen Tageszeit inhaftiert und getestet, werden beide Gruppen den Sonnengang um denselben Winkel (ω_S) kompensieren. Ist dieser z. B. kleiner als der von der Sonne tatsächlich zurückgelegte Winkel (ω_O), ergibt sich bei beiden Gruppen eine Abweichung im Uhrzeigersinn. (Der Kompensationsfehler: $\Delta\omega = \omega_O - \omega_S$ wird dann positiv gezählt.) Der sich überlagernde Phototaxisfehler ($\alpha_S - \beta$) [6] führt stets zu einer Verkleinerung des Sonnenwinkels, wirkt sich also bei den beiden Gruppen gegensinnig aus. Beide Fehler zusammen führen zu den Laufrichtungen β_R und β_L. Aus der beschriebenen Konstellation kann die bei Serie A_3 auftretende Stärke der phototaktischen Bewegungstendenz - bezeichnet durch die Phototaxisvariable a - berechnet und mit Serie A_2 verglichen werden:

Bekannt sind für beide Gruppen die objektiven Sonnenwinkel (α_o) und die Laufrichtungen (β). Für die subjektiven Sonnenwinkel git:

$$\begin{aligned} \alpha_{SR} &= \alpha_{OR} - \Delta\omega \\ \alpha_{SL} &= \alpha_{OL} + \Delta\omega \end{aligned} \qquad (10)$$

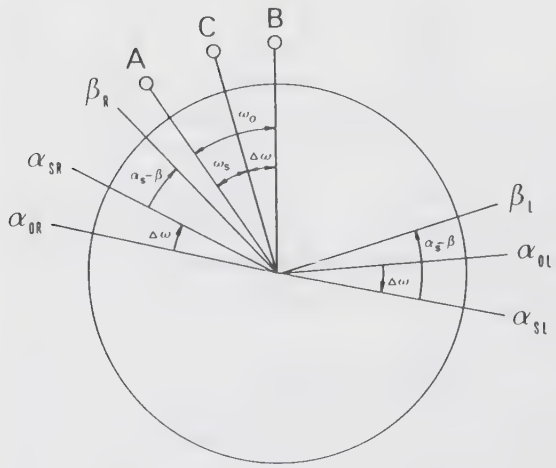


Bild 28: Hilfsfigur zur Erläuterung der Trennung von Phototaxis- und Kompensationsfehler. A, Sonnenstand zur Fangzeit; B, Sonnenstand zur Testzeit; C, von den Versuchstieren geschätzter Sonnenstand; ω_O, Azimutdifferenzwinkel; ω_S, Kompensationswinkel; $\Delta\omega$, Kompensationsfehler; $\alpha_S - \beta$, Phototaxisfehler; α_{OR}/α_{OL}, objektive Sonnenwinkel zur Testzeit; α_{SR}/α_{SL}, durch Kompensationsfehler bedingte, subjektive Sonnenwinkel; β_R/β_L, resultierende Laufrichtungen.

[6] Er ist jetzt nicht mehr vom objektiven Sonnenwinkel (α_o), sondern vom eventuell kompensationsfehlerbehafteten, subjektiven Sonnenwinkel (α_S) abhängig, denn dieser entspricht jetzt der Bewegungstendenz in Richtung der subjektiv richtigen Kompassrichtung.

Für die Laufwinkel gilt nach Formel 1 (S. 54), beschränkt auf den Gültigkeitsbereich $0° \leq \alpha_S \leq 115°$:

$$\begin{aligned} \operatorname{tg} \beta_R &= \frac{\sin \alpha_{SR}}{a + \cos \alpha_{SR}} \\ \operatorname{tg} \beta_L &= \frac{\sin \alpha_{SL}}{a + \cos \alpha_{SL}} \end{aligned} \qquad (11)$$

Formeln 10, eingesetzt in die Formeln 11 und aufgelöst nach a, ergibt:

$$a = \frac{\sin (\alpha_{OR} - \Delta\omega) - \operatorname{tg} \beta_R \cos (\alpha_{OR} - \Delta\omega)}{\operatorname{tg} \beta_R} \qquad (12)$$

$$a = \frac{\sin (\alpha_{OL} + \Delta\omega) - \operatorname{tg} \beta_L \cos (\alpha_{OL} + \Delta\omega)}{\operatorname{tg} \beta_L} \qquad (13)$$

Weil (nach Serie A_2) die Phototaxisvariable a im Bereich $0° \leq \alpha_S \leq 115°$ vom Sonnenwinkel unabhängig ist und die beiden Gruppen bei gleicher Sonnenelevation getestet werden, müssen die Formeln 12 und 13 dieselbe Grösse für a liefern. Sie können deshalb gleichgesetzt und nach $\Delta\omega$ aufgelöst werden:

$$\operatorname{tg} \Delta\omega = \frac{\cos \alpha_{OL} - \cos \alpha_{OR} + \frac{\sin \alpha_{OR}}{\operatorname{tg} \beta_R} - \frac{\sin \alpha_{OL}}{\operatorname{tg} \beta_L}}{\sin \alpha_{OL} + \sin \alpha_{OR} + \frac{\cos \alpha_{OR}}{\operatorname{tg} \beta_R} + \frac{\cos \alpha_{OL}}{\operatorname{tg} \beta_L}} \qquad (14)$$

In Formel 14 ist der Kompensationsfehler ($\Delta\omega$) nur noch von den bekannten Grössen α_o und β abhängig. Er kann berechnet und in Formel 12 oder 13 eingesetzt werden. Sie liefern die gesuchte Phototaxisvariable a, die nun mit dem Werteraum der Formeln 6 und 7 (S. 56) verglichen werden kann, welche die Phototaxisvariable unter den Testbedingungen der Serie A_2 beschreiben.

Aus dem Datenmaterial der Serie A_3 können 3 Gruppenpaare gebildet werden, die den Bedingungen für die geschilderte Prozedur genügen (Nr. 1, 3 und 4 in Tab. 5). Zwei weitere Gruppenpaare (Nr. 2 und 5) stammen aus den erst in Kap. III.3 vorgestellten Serien A_5 und A_6. Sie wurden genau wie Serie A_3 durchgeführt, nur zu einer anderen Jahreszeit. Die 5 Gruppenpaare liefern je einen für die zur Testzeit gegebene mittlere Sonnenelevation gültigen Wert für a. Sie werden in Bild 29 mit den nach Serie A_2 zu erwartenden Werten verglichen. Die errechneten Werte weichen nicht systematisch von der Erwartung ab. Man darf annehmen, dass der Phototaxiseffekt durch die einstündige Haftzeit nicht beeinflusst wird.

Das "Parallelgruppenverfahren" ist nicht nur umständlich, es ist auch relativ grob, denn die Prüfung einer ganzen Gruppe beansprucht längere Zeit, so dass die Phototaxisvariable über die Gruppenmittelwerte der ständig ändernden Bedingungen (Sonnenwinkel, Sonnenelevation und Tageszeit) errechnet werden muss. Der Umstand, dass die sofort versetzten und die länger inhaftierten Tiere einen quantitativ vergleichbaren Phototaxiseffekt zeigen, ermöglicht nun, Kompensations- und Phototaxisfehler genauer, nämlich für jedes Tier einzeln

Gruppen-paar		n	$t_M \pm$ S.D.	$\alpha_o \pm$ s[Grad]	$\beta \pm$ s[Grad]	$\mu_o \pm$ s[Grad]	a
1	L	10	13.42 ± 0,17 h	88,6 ± 3,3	64,1 ± 17,7	60,5 ± 1,8	0,31
	R	6	13.43 ± 0,17 h	90,0 ± 2,9	80,0 ± 13,1		
2	L	7	11.50 ± 0,25 h	104,0 ± 8,6	67,5 ± 16,6	67,2 ± 1,1	0,51
	R	13	12.06 ± 0,22 h	105,5 ± 7,2	83,5 ± 26,6		
3	L	10	10.58 ± 0,25 h	105,7 ± 7,9	72,9 ± 12,0	68,3 ± 2,2	0,43
	R	8	10.49 ± 0,23 h	99,1 ± 7,2	82,3 ± 8,1		
4	L	11	12.46 ± 0,22 h	58,1 ± 6,3	50,7 ± 11,7	70,4 ± 1,8	0,35
	R	8	12.48 ± 0,22 h	84,4 ± 6,7	58,3 ± 19,6		
5	L	18	12.19 ± 0,33 h	72,7 ± 18,0	66,4 ± 31,4	76,7 ± 2,0	0,64
	R	19	12.17 ± 0,30 h	75,9 ± 16,9	28,7 ± 28,8		

Tab. 5: Auswahl von Daten der Serien A_3, A_5 und A_6, die sich für die Berechnung der Phototaxisvariablen a im "Parallelgruppenverfahren" eignen. L/R, Lage der Sonne bezüglich der objektiven Sollrichtung, links oder rechts; t_M, Mittelwert der Tageszeit nach einer halben Stunde Haft (Haftzeitmitte); α_o, mittlerer, objektiver Sonnenwinkel zur Testzeit; β, mittlerer Laufwinkel; μ_o, mittlere Sonnenelevation zur Testzeit.

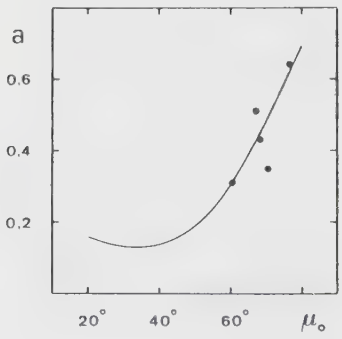


Bild 29: Vergleich der Phototaxisvariablen a für sofort nach dem Fang getestete (Serie A_2, durchgezogene Linie) und für 1 h lang inhaftierte Tiere (•) (Serien A_3, A_5 und A_6, entsprechend Tab. 5). Abszisse: Sonnenelevation.

zu trennen. Dazu können die Formeln 11 nach α_s aufgelöst werden:

$$\cos\alpha_s = \frac{-2a\,tg^2\beta \pm \sqrt{4a^2tg^4\beta - 4(tg^2\beta + 1)(a^2tg^2\beta - 1)}}{2(tg^2\beta + 1)} \qquad (15)$$

Für den Bereich $0° \leq \alpha_s \leq 115°$ ist a nur von der Sonnenelevation abhängig. Somit liefert Formel 15 den Winkel α_s, wenn für a - je nach Sonnenelevation zur Testzeit - der über Formel 6 oder 7 (S. 56) errechnete Wert eingesetzt wird. Der von den Versuchstieren begangene Kompensationsfehler ist dann:

$$\Delta\omega = \alpha_o - \alpha_s$$

Der für die Haftzeit einberechnete Kompensationswinkel beträgt:

$$\omega_s = \omega_o - \Delta\omega$$

Im Bereich $115° \leq \alpha_s \leq 180°$ ist a auch von α_s abhängig. Das Einsetzen von Formel 8 oder 9 (S. 57) in Formel 15 führt deshalb zu transzendenten Gleichungen. Im Verhältnis zur erforderlichen Genauigkeit ist deren Lösung zu aufwendig. Die in diesen Bereich fallenden Werte (25 von 178) wurden deshalb graphisch interpoliert, was gut auf 1° Genauigkeit möglich ist.

Bild 30 zeigt das "phototaxiskorrigierte" Ergebnis der Serie A_3. Auch die Azimutdifferenzwinkel (ω_o) sind mit mittleren Winkelabweichungen versehen, da sie einerseits über die 12 Testtage, andererseits innerhalb der gemittelten Gruppen etwas variieren. Das

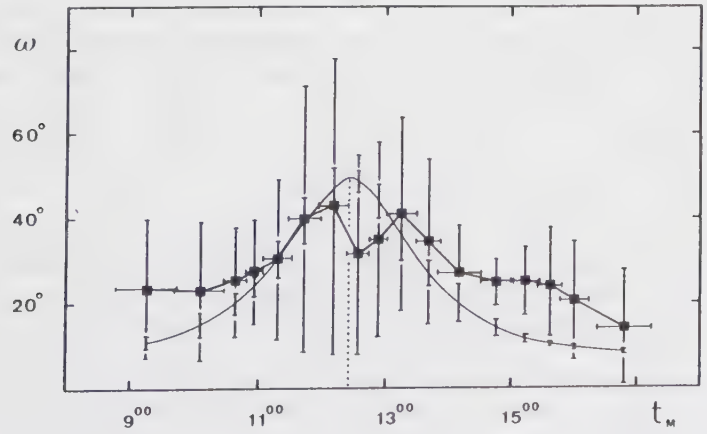


Bild 30: Serie A_3: Von den Ameisen einkalkulierte Kompensationswinkel (Polygonzug mit ■-Symbolen) und tatsächliche Azimutdifferenzwinkel der Sonne während der einstündigen Haftzeit (geglättete Kurve). t_M, Haftzeitmitte (Tageszeit nach Ablauf der halben Haftzeit); punktierte Linie: Kulmination der Sonne; n = 178; Klassenbreite: 18; Absatz: 10.

Ergebnis zeigt, dass Cataglyphis die Sonnenbewegung erstaunlich gut, aber nicht fehlerfrei kompensiert. Die kleinen Azimutdifferenzwinkel morgens und abends werden überschätzt, die grossen über Mittag unterschätzt. Die grössten Kompensationswinkel liegen aber termingerecht zur Kulminationszeit der Sonne. (Die Haftzeitmitte ist in mitteleuropäischer Zeit angegeben, die Sonne kulminiert deshalb erst um 12.24 Uhr.)

Die Eingrenzung der möglichen Kompensationsmethoden kann jetzt weitergeführt werden. Goulds Hypothese (Methode 4) nimmt eine lineare Extrapolation der zur Fangzeit aktuellen Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne an. Danach müsste die Azimutwinkelgeschwindigkeit den ganzen Morgen über, solange sie zunimmt, unterschätzt und am Nachmittag überschätzt werden. Die in Bild 30 gezeigten Daten widersprechen dieser Erwartung. Mindestens für Cataglyphis ist Methode 4 folglich zu verwerfen. Im nächsten Abschnitt (Kap. III.1.3.2) wird diese Schlussfolgerung mit weiterem Material statistisch abgesichert. Die Methoden 5 und 6, die auf der Kompensation einer durchschnittlichen Azimutwinkelgeschwindigkeit basieren, können verworfen werden, wenn gezeigt werden kann, dass die Werte ω_s in Bild 30 nicht auf einer Geraden liegen bzw. mit dem Azimutdifferenzwinkel korreliert variieren. Geprüft auf line-

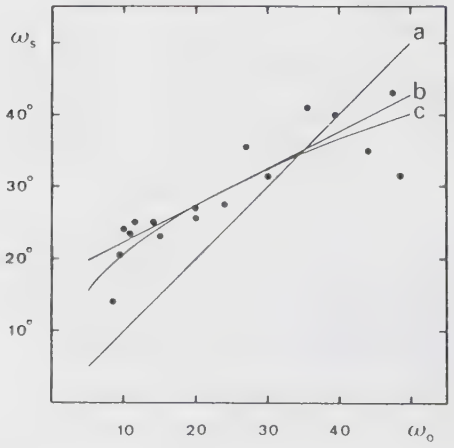


Bild 31: Korrelation der tatsächlichen (ω_o) und der von den Ameisen geschätzten Sonnenwanderung (ω_s) während der Haft. a, Erwartungslinie für eine perfekte Kompensation; b, errechnete Regressionslinie nach der Beziehung: $\omega_s = a\omega_o + b$; c, Regressionslinie nach der Beziehung: $\omega_s = a\omega_o{}^b$.

are Regression (Bild 31), erreicht der Korrelationskoeffizient r_k den Wert 0,861. ω_o und ω_s sind signifikant korreliert. Die Irrtumswahrscheinlichkeit beträgt $P_t < 0{,}001$. Der Korrelationskoeffizient wird noch etwas grösser (0,878), wenn man voraussetzt, die Verteilung der Wertepaare ω_o/ω_s folge einer Potenzfunktion der Form: $\omega_s = a\omega_o^b$. Die in Kap. I.6 angeführten Kompensationsmöglichkeiten sind damit bis auf Methode 3 eliminiert:

> Der Kompensationsmechanismus von Cataglyphis beruht auf einer Art innerer Sonnenazimutkurve, die mit Hilfe eines Zeitsinnes gelesen wird. Da diese Sonnenazimutkurve die Sonnenbahn nicht völlig korrekt beschreibt, wird sie "subjektive Sonnenazimutkurve" genannt.

Die Gültigkeit dieser Aussage hängt davon ab, ob die Hypothesenliste alle Möglichkeiten vollständig aufführt, eine Bedingung, deren Prüfung - nicht abschliessbar - letzlich dem Leser überlassen werden muss. Die Erwähnung dieses banalen, aber heimtükkischen Gültigkeitskriteriums möchte ich mit einer Illustration rechtfertigen. Nach Schneider (1971) bevorzugen die einzelnen Cataglyphis-Arbeiterinnen nicht nur über längere Zeit die gleiche Auslaufsrichtung, sondern sind auch nur über bestimmte Tagesperioden tätig. Dieser Befund weckt den Verdacht, die subjektive Sonnenazimutkurve wiederspiegele vielleicht nicht individuelles Wissen, sondern nur eine Leistung der Kolonie als Ganzes. Die Feststellung nämlich, dass je nach Tageszeit unterschiedliche Azimutwinkelgeschwindigkeiten kompensiert werden, wäre auch dann gültig, wenn die einzelnen Individuen nur aufgrund einer als konstant angenommenen Azimutwinkelgeschwindigkeit kompensieren würden, diese aber von der in der individuellen Aktivitätsperiode gesammelten Erfahrung abhinge (Hypothese 7). Neuere Untersuchungen von P. Schmid (pers. Mitteilung) können zwar Schneiders Befund nicht bestätigen, trotzdem ist es angenehm, Hypothese 7 direkt am vorliegenden Material prüfen zu können. Dazu eignen sich die Versuche mit längeren Haftzeiten. Hypothese 7 geht von der Annahme aus, dass die zu bestimmten Tageszeiten gewonnenen Stichproben keine zufällige Auswahl aus der Kolonie darstellen, sondern nur Tiere enthalten, deren Aktivitätsperiode in die entspre-

chende Tageszeit fällt. Die mit Serie A_3 gemessenen Kompensationswinkel entsprächen der Azimutwinkelgeschwindigkeit, welche diese Tiere der Sonne zuordnen. Längere Haftzeiten würden aufgrund derselben Azimutwinkelgeschwindigkeit kompensiert. Die Erwartungswerte für länger inhaftierte Serien können deshalb aus Serie A_3 abgeleitet werden. Die Auswahl unter den gerade am Futterplatz verkehrenden Ameisen erfolgte sicher zufällig. Man darf also annehmen, dass die Versuchstiere durchschnittlich in der Mitte ihrer Aktivitätsperiode gefangen wurden. Die von ihnen kompensierte Winkelgeschwindigkeit ist deshalb auf ihre Fangzeit zu beziehen. Da in Bild 30 die Winkel ω_s gegen die Haftzeitmitte aufgetragen sind, muss zur Bestimmung der Erwartungswerte der ω_s-Wert zur Fangzeit der lang inhaftierten Serien zuzüglich einer halben Stunde (der halben Haftzeit von Serie A_3) aus Bild 30 gelesen und mit der Anzahl Haftstunden der Langzeit-Haftserien multipliziert werden. Die Gegenüberstellung dieser Erwartungswerte mit den Messwerten erfolgt in den Bildern 32 (S. 71), 35 (S. 80) und 40 (S. 92). Wegen der Streuung der ω_s-Werte sind die berechneten Erwartungswerte nicht absolut zuverlässig. Eine statistische Prüfung ist deshalb sinnlos. Die Diskrepanz zwischen Erwartung und Messung ist aber eindrücklich genug für eine Verwerfung von Hypothese 7. Die verglichenen Langzeit-Haftserien sind nicht alle in der gleichen Jahreszeit wie Serie A_3 durchgeführt worden (vgl. Kap. II.7). Die subjektive Sonnenazimutkurve sollte sich aber im betreffenden Zeitraum wenig ändern (vgl. Kap. III.3).

1.3.2 Kompensation längerer Haftzeiten

Serie A_4 umfasst 7 Testgruppen (insgesamt 69 Versuchstiere), die in der gleichen Jahreszeit wie Serie A_3 durchgeführt wurden (25. 7. - 3.8.). Die Gruppen 1 - 4 erlitten genau zweistündige, die Gruppen 5 - 7 individuell leicht variierende, längere Haftzeiten (Tab. 6, S. 72). Die Testläufe erfolgten wiederum unter dem orangen Plexiglas bei Sicht auf die Sonne. Die graphisch bestimmten Laufrichtungen werden wie bei Serie A_3 phototaxiskorrigiert. Dann lässt sich bestimmen, welches Azimut die Versuchstiere der Sonne zur Testzeit zugeordnet haben. Die offenen Kreise in Bild 32 mar-

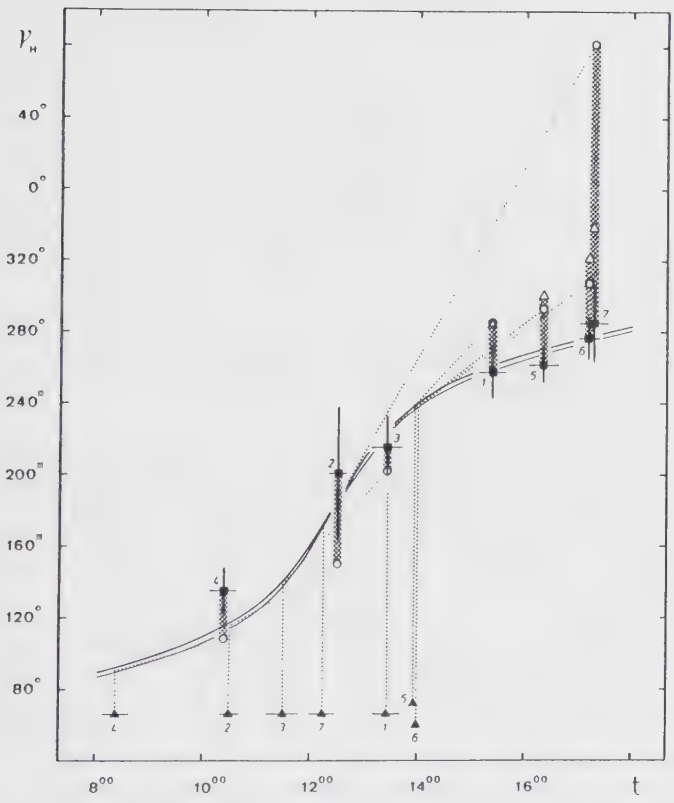


Bild 32: Serie A : Sonnenazimutschätzungen nach längeren Haftzeiten. Durchgezogene Linien: Sonnenazimutkurven vom ersten und letzten Versuchstag (25.7./3.8.); ▲, Fangzeiten der einzelnen Gruppen mit ihren Standardabweichungen; ●, von den Ameisen geschätzte Sonnenazimute; o, Erwartungswerte nach Methode 4; △, Erwartungswerte nach Hypothese 7 (S. 69). Die gerasterten Säulen markieren die Diskrepanz zwischen Erwartungs- und Messwerten. γ_H, Sonnenazimut; t, mitteleuropäische Zonenzeit.

kieren die Erwartungswerte nach Methode 4. Sie wurden bestimmt, indem zum Sonnenazimut zur Fangzeit der Winkel addiert wurde, der sich aus der Multiplikation der Azimutwinkelgeschwindigkeit zur Fangzeit (Formel 20, S. 145) mit der Haftzeit ergibt. Die Vermutung, die Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne zur Fangzeit könnte über die Haftzeit linear extrapoliert werden, kann bei allen Gruppen, ausgenommen Nr. 3, verworfen werden, besonders

Gruppe	n	t_H [h] ± S.D.	γ_s ± s	A	P_s	B
1	10	2	257,3 ± 15,3	285,2	< 0,01	283
2	7	2	200,9 ± 37,1	150,0	< 0,05	
3	11	2	215,4 ± 16,9	202,2	> 0,20	
4	10	2	135,2 ± 13,3	108,2	< 0,01	
5	10	2,45 ± 0,26	261,3 ± 10,1	292,9	< 0,01	300
6	9	3,20 ± 0,17	276,4 ± 11,6	307,5	< 0,01	321
7	12	5,06 ± 0,06	285,3 ± 22,4	81,7	< 0,01	338

Tab. 6: Daten der Serie A_4. t_H, mittlere Haftzeit; γ_s, von den Versuchstieren geschätztes Sonnenazimut zur Testzeit (phototaxiskorrigiert); A, Erwartungswerte nach Methode 4; P_s, Irrtumswahrscheinlichkeit bei einer Verwerfung von Methode 4; B, Erwartungswerte nach Hypothese 7.

deutlich bei der über 5 h inhaftierten Gruppe 7 (P_s, Tab. 6). Die verfehlte Signifikanz bei Gruppe 3 ist nach dem Ergebnis von Serie A_3 verständlich. Ueber die Mittagszeit wird die Sonnenwanderung unterschätzt.
Für die Gruppen 1, 5, 6 und 7 sind auch die Erwartungswerte nach Hypothese 7 (S. 69) angegeben.

1.4 Orientierung zur Nachtzeit

1.4.1 Orientierung nach einer künstlichen Lichtquelle

Lindauer (1957) gelang es, einige Bienen, die tags zuvor an einen Futterplatz dressiert worden waren, nachts zum Tanzen anzuregen, indem er die Waben diffus beleuchtete und innerhalb des Stockes Zuckerwasser bot. Da sich Bienen über die Lage von Futterplätzen verständigen, indem sie den aktuellen Winkel zwischen Futterplatz und Sonnenazimut in den entsprechenden Winkel zur Schwerkraft transponieren, lässt sich ausrechnen, welches Azimut die Bienen der Sonne zur Tanzzeit zuordnen. Tatsächlich entsprachen die getanzten Winkel recht gut der nächtlichen Sonnenbahn. Trotz vieler durchwachter Nächte liegen aber nur wenige Werte vor. Es war deshalb reizvoll, ähnliche Experimente mit Cataglyphis durchzuführen. Diese können tagsüber dressiert, gefangen und bis zur gewünschten

Serie	n	Fangzeit ± S.D. [h]	Testzeit ± S.D. [h]	A	B	C	D
N_1	8	13.40 ± 0,15	22.30 ± 0,38	57	331,1 ± 5,1	180	151,1 ± 5,1
N_2	8	13.40 ± 0,13	22.46 ± 0,45	255	335,1 ± 5,9	180	155,1 ± 5,9
N_3	10	11.31 ± 0,05	21.05 ± 0,48	255	313,4 ± 4,9	180	133,4 ± 4,9
N_4	10	13.35 ± 0,08	21.04 ± 0,38	255	313,2 ± 3,9	180	133,2 ± 3,9
N_5	13	13.37 ± 0,08	03.00 ± 1,18	275	37,8 ± 13,7	180	142,2 ± 13,7
N_6	11	13.35 ± 0,05	02.55 ± 0,95	125	37,4 ± 11,1	180	142,6 ± 11,1
N_7	11	13.40 ± 0,10	00.10 ± 1,05	268	356,6 ± 16,2	90	93,4 ± 16,2
N_8	12	13.34 ± 0,07	00.28 ± 0,98	118	1,4 ± 15,2	90	88,6 ± 15,2
N_9	16	13.46 ± 0,25	08.17 ± 0,45	210	87,4 ± 3,6		
N_{10}	9	13.43 ± 0,22	08.15 ± 0,47	310	87,3 ± 3,8		

Tab. 7: Testbedingungen der Nacht-Serien. A, der Dressur entsprechende Sollrichtung bezüglich Nord [Grad]; B, Sonnenazimut zur Testzeit [Grad]; C, Lampenstellung bezüglich Nord [Grad]; D, Winkeldifferenz zwischen dem nächtlichen Sonnenazimut und der Lampe [Grad].

Nachtstunde in Haft behalten werden.

In der Zeit vom 5.7. - 22.7. wurden 10 Serien im Parallelverfahren (siehe S. 64) durchgeführt. Ihre Testbedingungen sind in Tab. 7 zusammengestellt. Alle Tiere einer Serie waren jeweils in die gleiche Richtung dressiert worden. Die Serien N_{1-8} wurden in mondlosen Nachtzeiten getestet, während die Sonne unter Horizont von Westen über Norden nach Osten lief. Als Orientierungsmöglichkeit stand ihnen die in Kap. II.4.4 beschriebene Lampe zur Verfügung. Sie war 60 cm vom Versuchstier entfernt in 30° Höhe auf dem Wagen montiert, und zwar in einer Richtung, die stark vom nächtlichen Sonnenazimut abwich. Wie bei den Spiegelversuchen kann so unterschieden werden, ob eine Orientierung nach dem künstlichen, wagengebundenen oder nach unkontrollierten Umweltparametern erfolgt. Als Windschutz diente das UV-Plexiglas. Die Tiere der Serien $N_{9,10}$ blieben die ganze Nacht über in Haft. Der Test erfolgte erst am nächsten Morgen bei einer Sonnenelevation, die ungefähr jener der nachts gebotenen Lampe entsprach (N_9: $\mu_o = 34,3° \pm 5,4°$; N_{10}: $\mu_o = 33,7° \pm 5,3°$). Für sie war der Wagenausschnitt wieder mit dem orangen Plexiglas bedeckt. Da die Tiere aller Serien (ausser N_3) zur selben Tageszeit gefangen (13.39 ± 0,15 h) und bis zum Test

in Dunkelhaft gehalten wurden, hatten sie die Sonnenwanderung alle vom gleichen Zeitpunkt an zu verrechnen.
Von den insgesamt 127 Tieren blieben 19 entweder regungslos sitzen oder liefen weniger als 1 m weit. Sie wurden nicht gewertet. Im Vergleich zu Rückläufen bei Tag liefen auch die übrigen Tiere sehr langsam und schalteten häufig längere Pausen ein. Jedem Tier wurde deshalb etwa 10 min Zeit gelassen. Die Rücklaufdistanzen waren ebenfalls verkürzt. Immerhin lief die Rekordhalterin geradlinig, genau der Dressurdistanz entsprechend, 15 m weit. Das nächtliche Laufverhalten ist wohl weniger auf Orientierungsschwierigkeiten der Tiere als auf die niederen Temperaturen zurückzuführen. Jedenfalls liefen die Ameisen zügiger, nachdem die Kiste, in der sie bis zum Start gefangen sassen, gewärmt worden war.
Für eine Auswertung nach dem graphischen Verfahren waren die Läufe nicht geradlinig genug. Das Laufabschnittverfahren hat den Nachteil, dass es pro Serie mehrere Mittelwerte liefert, was die Korrektur des wiederum auftretenden Phototaxiseffektes erschwert. Gewertet wurden deshalb nur die Mittelwerte der ersten 4 Laufabschnitte, die ihrerseits noch einmal gemittelt wurden. Dieses Verfahren ist zwar statistisch unsauber, weil einerseits jeder Laufabschnittmittelwert, ungeachtet seines Datenumfanges, dasselbe Gewicht erhält und andererseits die Mittelwerte der einzelnen Laufabschnitte nicht unabhängig voneinander sind. Durch die Beschränkung auf 4 Laufmeter kann aber die Variationsbreite der Stichprobengrössen niedrig gehalten werden (vgl. Tab. 8). Der noch mögliche methodische Fehler kann nicht sehr gross sein, weil die 4 ersten Mittelwerte bei den meisten Serien recht nahe beieinander liegen. Damit das Verfahren beurteilt werden kann, werden die Ergebnisse zunächst unkorrigiert präsentiert (Tab. 8 und Bild 33, S. 75 und 77). Die jeweils parallel durchgeführten Serien sind im gleichen Diagramm dargestellt. Bereits die unkorrigierten Daten der nachts getesteten Serien N_{1-8} lassen eine Entscheidung zwischen folgenden Hypothesen zu:

(1) Die Ameisen beachten die Lampe nicht. Es gelingt ihnen aufgrund eines unbekannten Umweltparameters die objektive Sollrichtung einzuhalten, also jene Richtung, die vom Fut-

Serie	Laufab-schnitt [m]	n	$v \pm s$	P_R	$\bar{v} \pm s$	A
N_1	1	8	317,1 ± 32,6	< 0,010	316,5 ± 3,0	151,1 ± 5,1
	2	8	317,9 ± 34,0	< 0,010		
	3	6	319,3 ± 29,2	< 0,010		
	4	4	311,5 ± 21,7	< 0,025		
N_2	1	8	25,5 ± 29,5	< 0,001	19,4 ± 6,0	155,1 ± 5,9
	2	7	23,5 ± 14,7	< 0,001		
	3	7	18,7 ± 20,3	< 0,001		
	4	5	10,0 ± 17,4	< 0,010		
N_3	1	10	44,4 ± 35,6	< 0,001	39,8 ± 3,6	133,4 ± 4,9
	2	9	40,2 ± 16,0	< 0,001		
	3	9	40,1 ± 12,5	< 0,001		
	4	6	34,4 ± 13,6	< 0,001		
N_4	1	10	18,8 ± 24,1	< 0,001	17,8 ± 1,5	133,2 ± 3,9
	2	9	19,6 ± 22,1	< 0,001		
	3	7	17,3 ± 13,7	< 0,001		
	4	5	15,6 ± 13,6	< 0,010		
N_5	1	13	15,3 ± 40,9	< 0,001	6,6 ± 6,7	217,8 ± 13,7
	2	12	10,0 ± 34,8	< 0,001		
	3	10	3,3 ± 24,4	< 0,001		
	4	9	357,6 ± 26,6	< 0,001		
N_6	1	11	332,0 ± 61,6	> 0,100	337,4 ± 12,1	217,4 ± 11,1
	2	11	329,2 ± 51,1	< 0,025		
	3	8	358,4 ± 36,0	< 0,010		
	4	6	330,3 ± 18,8	< 0,001		
N_7	1	11	14,9 ± 41,3	< 0,010	16,9 ± 1,7	266,6 ± 16,2
	2	10	15,7 ± 26,7	< 0,001		
	3	8	19,1 ± 25,3	< 0,001		
	4	5	18,1 ± 24,8	< 0,010		
N_8	1	12	316,1 ± 76,7	> 0,100	312,6 ± 18,2	271,4 ± 15,2
	2	12	329,8 ± 59,8	> 0,050		
	3	8	281,6 ± 45,1	< 0,025		
	4	6	321,8 ± 48,7	> 0,050		
N_9	1	16	334,2 ± 51,1	< 0,010	342,5 ± 6,1	
	2	16	351,4 ± 36,2	< 0,001		
	3	16	342,8 ± 44,1	< 0,001		
	4	14	341,7 ± 33,7	< 0,001		
N_{10}	1	9	70,7 ± 35,9	< 0,010	58,7 ± 9,3	
	2	9	61,7 ± 30,7	< 0,001		
	3	8	57,6 ± 31,4	< 0,001		
	4	5	44,8 ± 35,0	< 0,050		

Tab. 8 (Legende S. 76)

terplatz zum Nest geführt hätte. Die entsprechende Erwartungsrichtung ist in Bild 33 mit einem offenen Pfeil markiert.

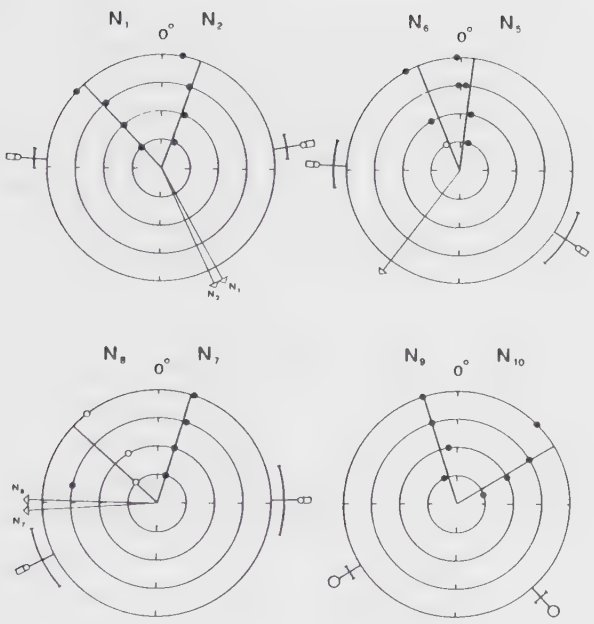
(2) Die Ameisen kennen den nächtlichen Sonnengang. Sie identifizieren die gebotene Lampe mit der nie gesehenen Nachtsonne und halten deshalb ihr gegenüber den Winkel ein, der gegenüber dem nächtlichen Sonnenazimut korrekt wäre. Dann müssen sie um den Winkel falsch laufen, um den die Lampe gegenüber dem Sonnenazimut gedreht steht. Die zu erwartende Laufrichtung ist in Bild 33 mit 0° bezeichnet.

Trifft keine der beiden Erwartungen zu, so ist mit desorientierten Läufen zu rechnen. Die Erwartungsrichtungen der Hypothesen 1 und 2 differieren um den Winkel, den die Lampe mit dem Sonnenazimut einschliesst. Er variiert geringfügig, weil das Lampenazimut über die Testzeit konstant gehalten wurde, während die Sonne ihren Gang fortsetzte. Da die Laufrichtungen in Bezug auf die Erwartungsrichtungen nach Hypothese 2 dargestellt werden, sind die Erwartungsrichtungen zu Hypothese 1 mit einer mittleren Winkelabweichung belastet (Tab. 8, Kolonne A).

Das Ergebnis lässt sich nur mit Hypothese 2 vereinbaren. Die verbleibenden Abweichungen von der 0°-Richtung entsprechen dem erwarteten Phototaxiseffekt: Die Serien $N_{1,6,8}$, deren Sollrichtungen nach Hypothese 2 rechts der Lampe liegen, zeigen eine Abweichung in Richtung der für sie links stehenden Lampe. Bei den Serien $N_{2,5,7}$ ist es umgekehrt. Ausser bei den Serien $N_{3,4}$, welche die Lampe "gleicherhand" sahen, bilden die Mittelwerte der Parallelserien deshalb eine Gabel. Sie steht nicht genau symmetrisch zur 0°-Richtung, ein Zeichen, dass neben dem Phototaxis- auch ein Kompensationsfehler vorliegt.

Die Ameisen der Serien $N_{9,10}$ wurden bei Sonnenlicht getestet. Für sie existiert deshalb nur eine Erwartungsrichtung.

Tab. 8: Nicht phototaxiskorrigierte kreisstatistische Daten der N-Serien. v, Laufabschnittmittelwerte Grad bezüglich der Erwartungsrichtung von Hypothese 2 (0°); $\bar{v}$, Mittel der Laufabschnittmittelwerte [Grad]; A, Erwartungsrichtungen nach Hypothese 1, bezogen auf jene von Hypothese 2.



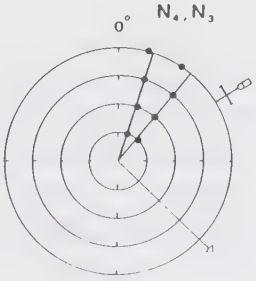


Bild 33: Mittlere, nicht phototaxiskorrigierte Laufrichtungen der nachts getesteten Ameisen (erste 4 Laufabschnitte, ●). Offene Kreise: nicht signifikant orientierte Verteilungen (P_R, Tab. 8); Durchgezogene Linien: Mittel der 4 Laufabschnittsmittelwerte jeder Serie. Die Daten sind bei den Serien N_{1-8} bezüglich der Erwartungsrichtung (0°) für eine Sonnenorientierung nach der Lampe (⊏D), bei den Serien $N_{9,10}$ für eine Orientierung nach der Sonne (–O) aufgetragen. Lampen- und Sonnenstellungen sind mit einer mittleren Winkelabweichung versehen, entsprechend der Veränderung der objektiven Sonnenwinkel während der Testzeit. Offene Pfeile: Erwartungsrichtungen für die Serien N_{1-8} bei einer Orientierung nach Umweltparametern.

Das Serienpaar $N_{3,4}$ hatte identische Versuchsbedingungen, ausser dass die Tiere der Serie N_3 etwa 2 h früher gefangen wurden. Der Unterschied ihrer Laufrichtungen muss folglich auf die Haftzeitdifferenz zurückgeführt werden. Diese fällt recht genau in

die Mittagszeit (Kulminationszeit der Sonne am Fangtag: 12.23 Uhr). Nach Serie A_3 ist für diese Tageszeit eine Unterschätzung der Sonnenwanderung zu erwarten. Tatsächlich demonstriert Serie N_3, indem ihre Mittelwerte gegenüber jenen der Serie N_4 im Uhrzeigersinn verschoben sind, dass sich der über Mittag entstandene Kompensationsfehler erhält. Dies beweist einerseits, dass der Kompensationsmechanismus in Dunkelhaft als offener Regelkreis funktioniert, wie das für die nachgewiesene Kompensationsmethode gefordert werden muss, andererseits, dass die ungestört auslaufenden Tiere eine Möglichkeit haben, ihren Kompensationsmechanismus regelmässig zu justieren; wäre dies nicht der Fall, müsste Serie N_4 den gleichen "Mittagsfehler" zeigen. Die exakte Laufrichtungsdifferenz des Serienpaares $N_{3,4}$ ist erst nach einer Korrektur des Phototaxisfehlers erhältlich. Sie muss grösser sein, als die unkorrigierten Werte anzeigen, denn der subjektive Sollwinkel zur Lampe und damit auch der noch abzuziehende Phototaxisfehler ist bei Serie N_3 kleiner. Immerhin lassen sich auch für die unkorrigierten Daten die Mittelwerte des dritten Laufabschnittes signifikant unterscheiden ($P_F < 0,01$).

Dank dem Parallelverfahren kann der Phototaxisfehler wieder kontrolliert korrigiert werden. Bild 34 veranschaulicht das Vorgehen. (Serie N_3 ist wegen der abweichenden Fangzeit nicht vertreten.) Teilbild 34a zeigt die noch unkorrigierten Daten in einer anderen Darstellungsweise. Die Kompensationswinkel sind gegen die Azimutdifferenzwinkel aufgetragen. Für Parallelserien wären - wegen den identischen Haftzeiten - gleiche Kompensationswinkel, d. h. gleiche Kompensationsfehler zu erwarten. Der überlagerte Phototaxisfehler bewirkt aber, dass sich bei den Serien mit einer phototaktischen Abweichung im Uhrzeigersinn, auf die rechts stehende Lichtquelle hin, eine scheinbare Unterschätzung der Sonnenwanderung ergibt. Das Umgekehrte gilt für die jeweiligen Parallelserien (vgl. Bild 33). Eine Phototaxiskorrektur ist also dann berechtigt, wenn als Ergebnis die Mittelwerte der Parallelserien ungefähr zusammenfallen. Teilbild 34b zeigt das Ergebnis einer Phototaxiskorrektur in der Grössenordnung, wie sie an Serie A_3 anhand von Serie A_2 durchgeführt wurde. Die Mittelwerte der Parallelserien sind nur unwesentlich zusammengerückt. Das bedeutet, dass die Phototaxiskomponente unter den Testbedingungen der N-Serien verstärkt ist. Das gilt auch für das Paar $N_{9,10}$, das bei Sonnenlicht getestet wurde. Der grosse Helligkeitsunterschied von Sonne und Lampe kann folglich nicht Ursache der verstärkten Phototaxiskomponente sein, sondern nur die sehr langen Haftzeiten. Die Phototaxisvariable a muss wieder über die Formeln 12, 13 und 14 (S. 65) bestimmt werden. Wegen ihres beschränkten Gültigkeitsbereiches kann die Rechnung nur für das Serienpaar $N_{1,2}$ durchgeführt werden. Sie ergibt: $a = 0,67$. Berechnet man, bei welcher Sonnenhöhe unter den Testbedingungen der Serie A_2 eine Phototaxisvariable dieser Grössenordnung auftritt (durch Auflösung von

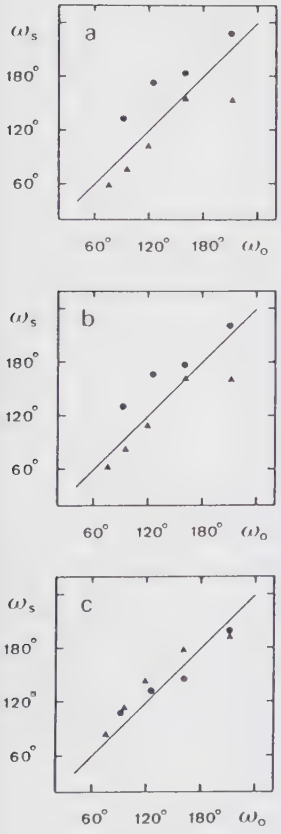


Bild 34: Trennung von Phototaxis- und Kompensationsfehler. ω_o, Wanderwinkel der Sonne während der Haftzeit; ω_s, von den Versuchstieren geschätzter Wanderwinkel; ▲, Mittelwerte der Serien, deren phototaktische Bewegungstendenz im Uhrzeigersinn wirkt; ●, Mittelwerte der Serien, deren Phototaxisfehler entgegengesetzt wirkt. Bedeutung der Teilbilder a, b und c siehe Text.

Formel 6 (S. 56) nach μ_o), ergibt sich: $\mu_o = 79{,}2°$. Jetzt kann versuchsweise der an Serie A_2 entwickelte Formalismus auch zur Korrektur der N-Serien verwendet werden, indem die zu erwartenden Phototaxisfehler für die fiktive Sonnenhöhe von 79,2° bestimmt werden. Für den Bereich $0° \leq \alpha_s \leq 180°$ kann direkt a = 0,67 in Formel 15 (S. 66) eingesetzt werden. Für den Bereich $115° \leq \alpha_s \leq 180°$ wird wieder graphisch interpoliert. Das Ergebnis (Teilbild 34c) rechtfertigt das durchgeführte Verfahren. Die Mittelwerte der Parallelserien liegen jetzt sehr nahe beieinander.

Bild 35 zeigt die phototaxisbereinigten Sonnenazimutschätzungen der N-Serien. Subtrahiert man für die gemeinsame Haftzeit den Kompensationswinkel der Serie N_4 von jenem der Serie N_3, ergibt sich für die Haftzeitdifferenz über Mittag (124 min) ein Kompensationswinkel von 70°. Dies entspricht einer durchschnittlichen Sonnenkompensation von 33,9°/h, ein Wert, der recht gut zum Ergebnis der Serie A_3 passt (vgl. Bild 30, S. 67). Die übrigen Serien zeigen eine so gute Einschätzung des nächtlichen Sonnenstandes, dass man versucht ist, weiter zu fragen: Sollten die Ameisen auch die Variation der nächtlichen Azimutwinkelgeschwindigkeit berücksichtigen können, oder wird nachts eine Durchschnittsgeschwindigkeit verrechnet? Das Serienpaar $N_{3,4}$ zeigt, dass der insgesamt eingesetzte Kompensationswinkel von der Fangzeit abhängt. Für die gestellte Frage interessiert aber nur der für eine bestimmte Nachtperiode geschätzte Azimutdifferenzwinkel. Dieser kann aus dem Vergleich gleichzeitig gefangener, aber zu verschiedenen Nachtzeiten getesteter Gruppen gewonnen werden, indem die

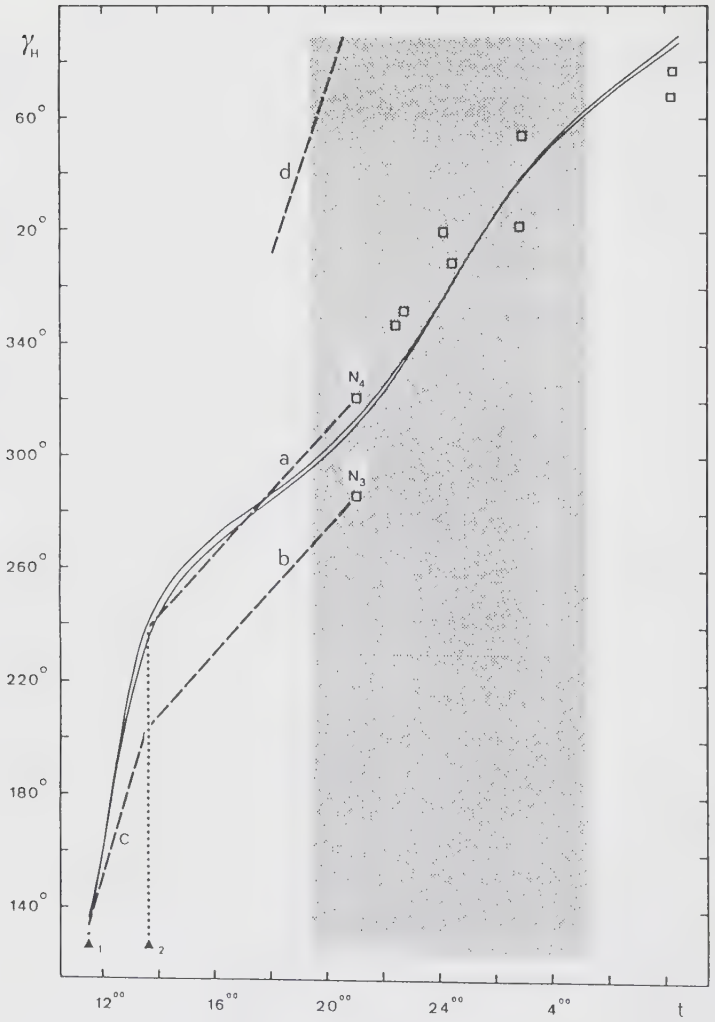


Bild 35: Von den Versuchstieren geschätzte nächtliche Sonnenbahn. Durchgezogene Linien: Sonnenazimutkurven der ersten und letzten Versuchsnacht; ▲1, Fangzeit der Serie N_3; ▲2, Fangzeit aller übrigen Serien; a, von Serie N_4 geschätzte mittlere Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne in der Haftzeit; b, Serie N_3 muss während der gemeinsamen Haftzeit mit Serie N_4 dieselbe Geschwindigkeit verrechnet haben; c, von Serie N_3 geschätzte Sonnengeschwindigkeit während ihren ersten 2 h Haft; d, nach Hypothese 7 (S. 69) zu erwartende Sonnenazimutschätzungen für alle Serien ausser N_3; gerasterte Fläche: mittlere Nachtlänge in der Versuchszeit. γ_H, Sonnenazimut; t, mitteleuropäische Zonenzeit.

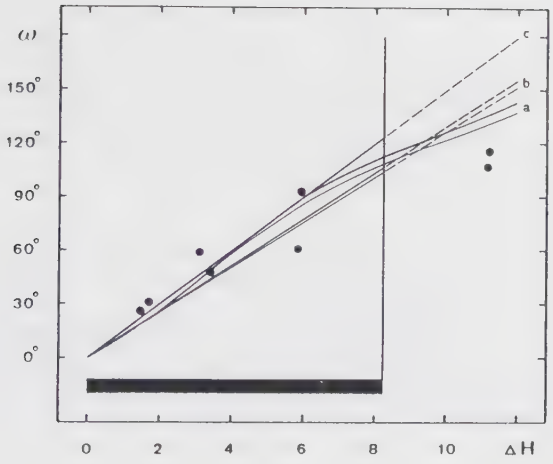


Bild 36: Nächtliche Kompensationswinkel der Serien N_{5-10} (•). ΔH [h], Haftzeitdifferenz gegenüber Serie N_4; Kurvenpaar a: Erwartung (für die erste und letzte Versuchsnacht) einer perfekten Kompensation der Sonnenwanderung ab der mittleren Testzeit von Serie N_4 (21.04 Uhr). Dieser Zeitpunkt entspricht dem Nullpunkt der Abszisse; Kurvenpaar b: Erwartung für eine lineare Kompensation der nächtlichen Durchschnittsazimutwinkelgeschwindigkeit (5./6.7.: 12,7°/h, 21./22.7.: 13,0°/h); Kurve c: Erwartung für eine lineare Kompensation der 24 h-Durchschnittsgeschwindigkeit der Sonne (15°/h); Schwarzer Balken: Nachtzeit.

Differenz ihrer Kompensationswinkel ihrer in die Nacht fallenden Haftzeitdifferenz (ΔH) zugeordnet wird. Dieses Verfahren wird mit den Serien N_{4-10} durchgeführt, wobei die als erste getestete Serie N_4 als Vergleichsbasis dient (Bild 36). Die Erwartungslinien für die verschiedenen Verrechnungsarten (siehe Legende zu Bild 36) liegen leider - wegen der fast gleichförmigen Sonnenbewegung über Nacht - so nahe beieinander, dass zwischen ihnen nicht unterschieden werden kann. Die Serien $N_{9,10}$ (die beiden am Morgen getesteten Serien), die von den Durchschnittserwartungen b und c am weitesten entfernt liegen, dürfen bei der Beurteilung nicht miteinbezogen werden, da in diesen Fällen der Zeitsinn der Ameisen durch die in den nächsten Tag hinein verlängerte Dunkelhaft beeinflusst sein könnte (vgl. Kap. III.5). Ein "Nachgehen" des Zeitsinnes würde tatsächlich zu einem verkleinerten Kompensationswinkel führen.

Als Ergebnis der Nacht-Serien kann festgehalten werden:

Der Kompensationsmechanismus von Cataglyphis schliesst den Tagesbogen der Sonne zu einem 24 h-Zyklus. Ohne dass die Entscheidung auf Erfahrung beruhen könnte, wird dabei der richtige Drehsinn eingehalten. Um Mitternacht wird die Sonne im Norden vermutet.

1.4.2 Orientierung bei Vollmond

Auch Duelli (1972) untersuchte die Orientierungsfähigkeit von Cataglyphis bei Nacht. Er stellte fest, dass die Tiere in mondloser Dunkelheit ihre Sollrichtung anhand des Windes finden, sofern dieser seit der Fangzeit nicht umgeschlagen hat. Im anderen Fall laufen sie um den Drehwinkel des Windes falsch. Ist der Mond sichtbar, sollen sich einige Tiere weiter nach dem Wind orientieren, andere aber auf den Mond zu oder von ihm weg laufen. Ob eine positiv- oder negativ-phototaktische Laufrichtung zum Mond eingehalten wird, soll von der Sollrichtung zum Wind abhängig sein. Dieses Ergebnis steht in gewissem Widerspruch zu der in Kap. III.1.4.1 geschilderten Orientierung nach einer künstlichen Lichtquelle. Zu dieser laufen die Tiere nicht ausschliesslich phototaktisch, sondern die Laufrichtung ergibt sich aus der Ueberlagerung einer kompasstreuen Komponente (der auf die Lampe übertragene Sonnenwinkel) und einer phototaktischen Bewegungstendenz, die aber immer im positiven Sinn wirkt. Wegen der problemlosen Akzeptierung der Lampe als Sonne ist zu erwarten, dass die Ameisen auch nicht zwischen Mond und Lampe unterscheiden. Falls also die Helligkeit des Mondes zu dessen Wahrnehmung ausreicht, sollte ihm gegenüber das gleiche Verhalten wie gegenüber der Lampe auftreten. Diese Erwartung konnte in den beiden Vollmondphasen vom 28.6. und 27.7. 1980 bestätigt werden. Die Experimente verliefen genau gleich wie die N-Serien, nur war diesmal statt der Lampe der Mond sichtbar. Sein Licht reichte gerade aus, um die Ameisen unter dem UV-Plexiglas zu erkennen. Eine Windorientierung war wieder wegen des Wagens unmöglich. Glücklicherweise stand der Mond jeweils fast 180° vom nächtlichen Sonnenazimut entfernt. Dies erlaubt,

Serie	n	Fangzeit ± S.D. [h]	Testzeit ± S.D. [h]	A	B	C	D
M_1	5	13.43 ± 0,08	22.29 ± 0,58	244	331,6 ± 6,8	144,3 ± 14,0	168,4 ± 6,9
M_2	14	13.59 ± 0,22	22.24 ± 0,65	75*	330,2 ± 8,6	144,3 ± 10,2	171,4 ± 4,5
M_3	11	13.38 ± 0,07	22.27 ± 0,67	245	328,5 ± 9,0	160,9 ± 9,8	167,6 ± 0,9
M_4	10	13.39 ± 0,12	22.26 ± 0,57	70	328,2 ± 7,8	146,1 ± 7,4	177,9 ± 0,5

Tab. 9: Testbedingungen der M-Serien. A, der Dressur entsprechende Sollrichtung bezüglich Nord [Grad] *(Die Sollrichtung der Serie M_2 ist mit einer mittleren Winkelabweichung von 18,6° belastet, weil vom Nest, das für Serie M_2 ausersehen war, zu wenige Tiere den Futterplatz besuchten. Es mussten deshalb Tiere anderer Nester beigezogen werden. So hatten 8 Tiere ein Soll von 63° , 2 ein Soll von 66° und 4 ein Soll von 105°); B, Sonnenazimut zur Testzeit [Grad]; C, Mondazimut zur Testzeit [Grad]; D, Winkeldifferenz zwischen Sonnen- und Mondazimut.

wiederum 2 mögliche Verhaltensweisen zu unterscheiden:

(1) Sollten die Ameisen die Bahn des Mondes ebensogut wie jene der Sonne kennen, müssten sie die der Dressur entsprechende objektive Sollrichtung finden (Hypothese 1).

(2) Wird auch der Mond als Sonne aufgefasst, ist mit einer Abweichung von der objektiven Sollrichtung im Betrag des Winkels zwischen Mond und nächtlichem Sonnenazimut zu rechnen (Hypothese 2).

Pro Vollmondphase wurden 2 Parallelserien durchgeführt. Die Dressurrichtungen waren so gewählt worden, dass die Erwartungsrichtungen nach Hypothese 2 etwa 90° links oder rechts des Mondes zu liegen kamen. Damit kann auch zwischen Hypothese 2 und der Erwartung für ein ausschliesslich phototaktisches Verhalten unterschieden werden. Die Versuchsbedingungen sind in Tab. 9 aufgeführt. Von insgesamt 47 Versuchstieren konnten 40 verwertet werden. Die Darstellung der Ergebnisse (Tab. 10, Bild 37) erfolgt - wie bei den N-Serien - in Bezug auf die Erwartung nach Hypothese 2. Die zutreffende Hypothese ist auch ohne Phototaxiskorrektur und Statistik leicht zu finden. Eine echte Mondorientierung, die auf der Kenntnis der Mondbahn beruhen müsste, kann ausgeschlossen werden. Eine solche Fähigkeit ist bei der rein tagaktiven Cataglyphis auch kaum zu erwarten. Ein ausschliesslich phototaktisches Ver-

Serie	Laufab-schnitt [m]	n	$\nu \pm s$	P_R	$\bar{\nu} \pm s$	A
M_1	1	5	31,1 ± 53,6	> 0,100	23,3 ± 5,3	187,2 ± 11,4
	2	5	22,3 ± 36,2	< 0,050		
	3	5	16,1 ± 35,4	< 0,050		
	4	4	23,7 ± 39,8	> 0,100		
M_2	1	14	326,8 ± 49,4	< 0,010	330,4 ± 6,8	185,9 ± 7,7
	2	12	321,3 ± 43,3	< 0,010		
	3	9	334,7 ± 47,6	< 0,025		
	4	7	338,8 ± 50,8	> 0,050		
M_3	1	11	352,1 ± 20,7	< 0,001	346,2 ± 7,2	167,6 ± 0,9
	2	9	339,2 ± 24,4	< 0,001		
	3	7	354,6 ± 29,9	< 0,010		
	4	5	338,8 ± 34,3	< 0,025		
M_4	1	10	8,9 ± 56,6	> 0,050	344,6 ± 15,6	177,9 ± 0,5
	2	10	325,6 ± 60,9	> 0,100		
	3	10	338,8 ± 53,4	< 0,050		
	4	10	345,6 ± 55,0	> 0,050		

Tab. 10: Kreisstatistische Daten der M-Serien (nicht phototaxiskorrigiert). ν, Laufabschnittmittelwerte [Grad] bezüglich der Erwartungsrichtung nach Hypothese 2 (0°); $\bar{\nu}$, Mittel der Laufabschnittmittelwerte [Grad]; A, Erwartungsrichtungen nach Hypothese 1, bezogen auf jene von Hypothese 2.

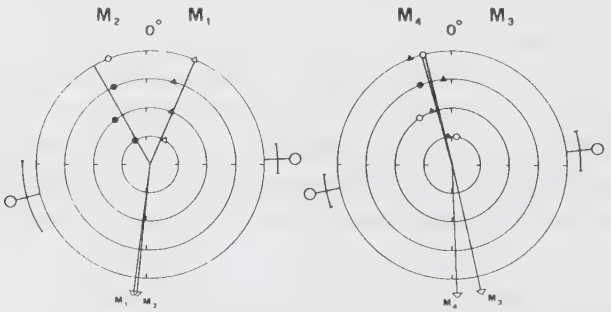


Bild 37: Mittlere nicht phototaxiskorrigierte Laufrichtungen der M-Serien. Offene Symbole: nicht signifikant orientierte Verteilungen (P_R, Tab. 10); Durchgezogene Linien: Mittel der 4 Laufabschnittmittelwerte jeder Serie; —o: Lage des Mondes bezüglich der Erwartungsrichtung (0°) für eine Sonnenorientierung nach dem Mond; Offene Pfeile: Erwartungsrichtung für eine echte Mondkompassorientierung, zugleich objektive Sollrichtung bezüglich Nord.

halten kann ebenfalls ausgeschlossen werden. Die Phototaxiskomponente ist sicher nicht stärker, eher etwas schwächer, als bei den N-Serien (vgl. Bild 33, S. 77). Auch bezüglich des Mondes wird also ein zum nächtlichen Sonnenstand etwa richtiger Sollwinkel eingehalten. Die Kompensationswinkel sind genau wie bei den Serien $N_{1,2}$ mit ungefähr gleichen Fang- und Testzeiten etwas zu gross.
Eine mögliche Erklärung für die Widersprüche zwischen Duellis und meinen Resultaten wird in Kap. IV.3, S. 136 gegeben.

2 Kompensation der Polarisationsmusterbewegung

2.1 Orientierung nach einem künstlichen Musterausschnitt

Die Spiegel und Lampenversuche ermöglichten, wagengebundene und Umweltparameter zu trennen. Sie erbrachten den Nachweis, dass bei den bisher vorgestellten Versuchen ausschliesslich optische Information, und zwar die jeweils sichtbare Punktlichtquelle, zur Orientierung benützt wurde. Dabei waren die Versuchstiere immer einer langwelligen Beleuchtung ausgesetzt, die wenig (Mondlicht) oder kein UV-Licht (unter dem orangen Plexiglas) enthielt. Bei Versuchen zur Polarisationsmusterorientierung müssen nun die dafür allein zuständigen UV-Rezeptoren ebenfalls gereizt werden. Eine so wesentliche Aenderung der Orientierungsbedingungen zwingt zur erneuten Ueberprüfung der relevanten Orientierungsparameter. Dass diese Vorsichtsmassnahme keineswegs übertrieben ist, mag ein Beispiel aus der "Taubenforschung" illustrieren. Diese Vögel können eine Vielzahl von Umweltgrössen, unter anderem auch das Erdmagnetfeld, für ihre Orientierung nützen. Klare Hinweise auf die physiologischen Grundlagen dieser Fähigkeit sind zwar noch nicht vorhanden. Doch schlägt Leask (1977) aufgrund theoretischer Ueberlegungen und der bisherigen Resultate von Verhaltensversuchen ein Modell vor, das eine enge Kopplung der Magnetfeldwahrnehmung mit dem Sehprozess annimmt. Danach könnten Zwischenprodukte der Sehpigmentumwandlung, die magnetische Dipole darstellen, als Magnetfeldrezeptoren wirken. Der Magnetkompass würde dann nur bei ent-

sprechenden Lichtbedingungen funktionieren. Sollten auch die Ameisen über einen Magnetkompass verfügen, sobald die UV-Rezeptoren erregt werden?

Eine Spiegelung des Polarisationsmusters kommt für einen Kontrollversuch nicht in Frage, weil die Musterstruktur dadurch umgekehrt würde und an der spiegelnden Fläche neue Polarisationseffekte auftreten müssten. Eine künstliche Erzeugung des ganzen Musters wäre technisch kaum durchführbar. Ein kleiner Ausschnitt kann aber gut mit einer linear polarisierenden Folie imitiert werden. Dazu dient der in Kap. II.4.5 beschriebene Ausschnittaufsatz. Kombiniert mit der Sonnenabdeckung, sollte als optische Orientierungsmöglichkeit nur das durch die Rohröffnung einfallende, durch die Folie modifizierte Licht übrig bleiben. Die Schwingungsrichtung des Folienvektors kann durch Drehung des ganzen Aufsatzes auf dem Wagen oder nur des Folienringes in Uebereinstimmung oder Widerspruch zur Schwingungsrichtung des Himmelslichtes gebracht werden, wie es in Richtung der Rohrlängsachse vorliegt. Die Testbedingungen der durchgeführten Serien sind in Tab. 11 zusammengefasst. Die Tiere der Serien E_{1-4} wurden nach dem Fang sofort zum Testfeld gebracht und getestet (wie bei Serie A_2). Eine Komplikation der Ergebnisse durch eventuelle Kompensationsfehler konnte damit vermieden werden. Alle 4 Serien wurden über die Mittagszeit bei fast konstanter Sonnenhöhe durchgeführt, wobei die Rohrlängsachse in 51° Höhe genau auf den Gegenmeridian der Sonne gerichtet war. Diese beiden Massnahmen gewährleisteten eine für alle 4 Serien identische Beleuchtung der Folie. Für das Serienpaar $E_{1,2}$ stand die Durchlassrichtung der Folie parallel zum Horizont ($\chi = 90°$), entsprach also der Schwingungsrichtung des Himmelslichtes auf dem Gegenmeridian der Sonne (vgl. Bild 7, S. 24). Die gleiche Schwingungsrichtung findet sich auch auf dem Sonnenmeridian. Der Polarisationsgrad ist dort aber wesentlich geringer. Sollten die Ameisen, wie Duelli (1974) nachwies, den Parameter E-Vektor-Richtung wahrnehmen können und - wie im vorliegenden, doppeldeutigen Fall - auch den Polarisationsgrad bewerten, so wäre mit Läufen in die der Dressurrichtung entsprechenden, objektiven Sollrichtung zu rechnen. Für das Serienpaar $E_{3,4}$ war der Folienvektor auf $\chi = +70°$ eingestellt.

Serie	n	Haftzeit ± S.D. [h]	Testzeit ± S.D. [h]	χ_F	A	μ_o [Grad]
E_1	9	0,05 ± 0,02	12.17 ± 0,50	90	180	76,6 ± 1,5
E_2	10	0,05 ± 0,02	12.22 ± 0,47	90	180	76,1 ± 1,6
E_3	10	0,05 ± 0,02	12.17 ± 0,38	+ 70	180	76,9 ± 1,0
E_4	9	0,05 ± 0,02	12.18 ± 0,57	+ 70	180	75,9 ± 2,1
E_5	16	2,23 ± 1,13	14.32 ± 0,28	90	88,3 ± 4,4	50,6 ± 2,9

Tab. 11: Testbedingungen der E-Serien. χ_F, Schwingungsrichtung des Folienlichtes (Definition in Kap. I.5) [Grad]; A, Winkel zwischen dem Sonnenazimut und der Ausschnittsrichtung [Grad].

Ein solcher E-Vektor trat zur Testzeit, in 51° Höhe, im Mittel etwa 102° rechts des Sonnenmeridians auf. Der künstliche E-Vektor stand also um etwa 78° gegenüber dieser Himmelsstelle im Uhrzeigersinn verschoben. Sollten sich die Ameisen ausschliesslich nach diesem E-Vektor orientieren, müssten sie um denselben Winkel von der objektiven Sollrichtung abweichen. Keinerlei Abweichungen vom Soll würde bedeuten, dass den Tieren noch irgendeine Information über die Verhältnisse ausserhalb des Wagens zur Verfügung stünde. Das Ergebnis der graphisch ausgewerteten Läufe ist in Bild 38 präsentiert. Die Laufrichtungen der Parallelserien $E_{1,2}$ und $E_{3,4}$, deren Testbedingungen sich nur durch gegensinnige Sonnenwinkel unterscheiden, sind signifikant verschieden. In beiden Fällen ist $P_F < 0,05$. Wiederum manifestiert sich also ein Phototaxiseffekt. Schon Serie A_1 hat demonstriert, dass dieser keineswegs nur bei der Orientierung nach einer Punktlichtquelle auftritt. Auch im vorliegenden Fall reicht das durch das orange Plexiglas sichtbare Intensitätsmuster zur Feststellung der Richtung grösster Helligkeit aus. Die Stärke der phototaktischen Bewegungstendenz, die unter den gegebenen Testbedingungen auftritt, kann am Serienpaar $E_{1,2}$ abgeschätzt werden: Nach Formel 1 (S. 54) ergibt sich für Serie E_1 eine Phototaxisvariable von a = 0,289, für E_2: a = 0,278; im Mittel: a = 0,284. Dies entspricht einem Phototaxisfehler von 16,1°. Serie A_2 zeigt bei gleicher Sonnenelevation eine Phototaxisvariable von a = 0,612, was einem Lauffehler von 26,6° entspricht. Bei der Orientierung nach dem künst-

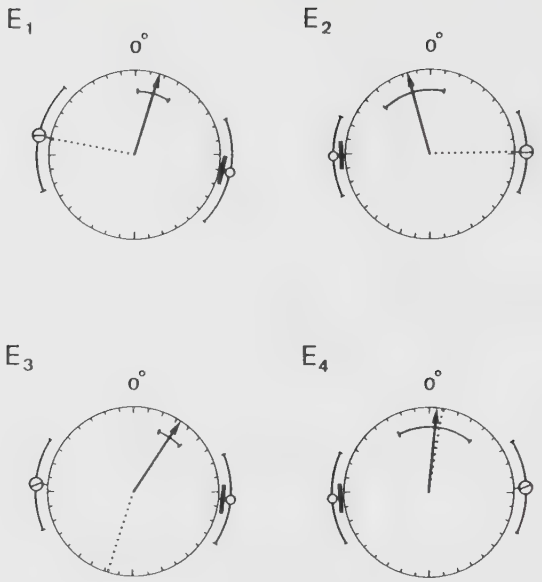


Bild 38: Demonstration des Phototaxiseffektes bei den E-Serien. 0°, objektive Sollrichtung, für die Serien $E_{1,2}$ gleichzeitig nach dem gebotenen E-Vektor; ⊖, Lage des künstlichen E-Vektors (in allen 4 Serien in Richtung des Gegenmeridians der Sonne); ☉, Lage der (abgedeckten) Sonne; punktierte Linie: mittlere Lage des dem Folienvektor entsprechenden E-Vektors am Himmel.

lichen Musterausschnitt scheint die phototaktische Bewegungstendenz also schwächer zu sein als bei der Sonnenorientierung. Diese Vermutung lässt sich statistisch prüfen, indem die Laufrichtungen der Serien $E_{1,2}$ mit den für a = 0,612 zu erwartenden Werten verglichen werden. Der F-Test erreicht zwar mit $0,05 < P_F < 0,10$ gerade keine Signifikanz; weitere Sicherheit liefern aber die Serien $E_{3,4}$, deren phototaktische Bewegungstendenz in der gleichen Grössenordnung liegt. Korrigiert man nämlich ihre Laufrichtungen mit dem durch die Serien $E_{1,2}$ gewonnenen Wert für a (nach Formel 15, S. 66), so zeigen beide Serien etwa dieselbe Laufrichtung: eine Abweichung von der objektiven Sollrichtung im Uhrzeigersinn (E_3: 18,6°; E_4: 22,0°). Alle 4 E-Serien zeigen folglich fast identische Phototaxisfehler. Zur Besprechung des

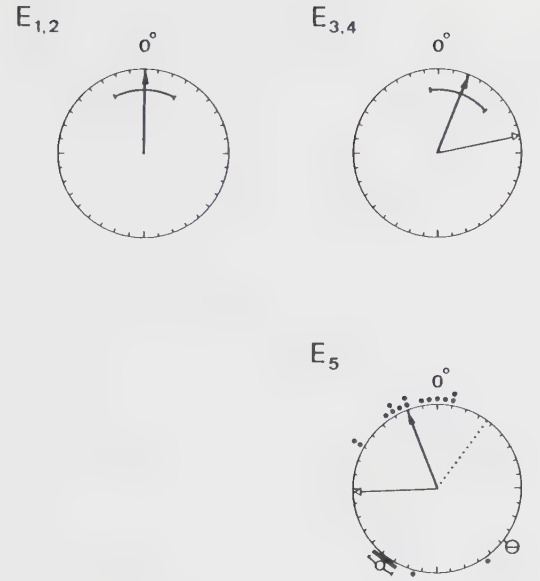


Bild 39: Nicht phototaxiskorrigierte Laufrichtungen der E-Serien. Die Daten der Serien E_{1-4} sind auf die objektive Sollrichtung (0°) bezogen. Wegen den gegensinnigen Sonnenwinkeln der Serienpartner heben sich die phototaxisbedingten Abweichungen etwa auf. Im Diagramm zu Serie E_5 bedeutet 0° die Sollrichtung bezüglich des Folienvektors. (Statt einer Streuungsangabe sind die individuellen Laufrichtungen eingetragen.) Offener Pfeil: Sollrichtung bezüglich der Umweltparameter; punktierte Linie: mittlere Lage des dem Folienvektor entsprechenden E-Vektors am Himmel.

Laufverhaltens gegenüber den gebotenen E-Vektoren können deshalb die Parallelserien ohne Korrektur des Phototaxisfehlers zusammengelegt werden (Bild 39). Obwohl die Streuungen durch den jeweils gegensinnigen Phototaxiseffekt erhöht sind, lassen sich die beiden Verteilungen der Serienpaare $E_{1,2}$ und $E_{3,4}$ signifikant unterscheiden ($P_r < 0,05$). Ursache dieser Differenz kann nur die unterschiedliche Richtung der künstlichen E-Vektoren sein, da alle anderen Testbedingungen gleich sind. Die Serien $E_{1,2}$ haben den horizontalen E-Vektor richtig, nämlich 180° vom Sonnenvertikal entfernt, lokalisiert und bestätigen damit die erwähnten Befunde Duellis. Von den Tieren der Serien $E_{3,4}$ hätte man - bei einer kor-

rekten Orientierung nach dem künstlichen E-Vektor - eine Laufrichtung etwa 78° rechts der objektiven Sollrichtung erwartet. Sie laufen zwar tatsächlich nicht in die objektive Sollrichtung, und die Abweichung liegt auch in der erwarteten Drehrichtung, beträgt aber nur etwa 20°. Die gestellte Frage ist also nur zum Teil im gewünschten Sinne beantwortet. Der gebotene E-Vektor wird zwar mit Sicherheit beachtet, noch wäre aber möglich, dass ein unbekannter Umweltparameter zu einer (sogar stark zu seinen Gunsten ausgefallenen) Wahl einer Kompromissrichtung geführt hat.
Klarheit bringt ein weiteres Experiment (Serie E_5, Bild 39), bei dem wieder ein horizontparalleler E-Vektor geboten wurde. In diesem Fall war die Rohrlängsachse etwa 90° zum Sonnenmeridian gedreht. Um denselben Winkel divergieren die Erwartungsrichtungen für eine Orientierung nach wagengebundenen und Umweltparametern. Berücksichtigt man wiederum den Phototaxiseffekt, zeigt sich die Kompasskomponente diesmal kompromisslos nach dem künstlichen E-Vektor ausgerichtet. (2 Tiere dieser Serie liefen etwa 180° verkehrt, richteten sich aber offensichtlich ebenfalls nach dem künstlichen E-Vektor. Wegen der beiden Abweichler sind in Bild 39 die Einzelmesswerte anstelle einer "verfälschten" Streuungsangabe eingetragen.) Im Gegensatz zu den übrigen E-Serien hatten die Tiere der Serie E_5 eine längere Haftzeit zu bestehen (Tab. 11). Das gegenüber den Serien $E_{3,4}$ unterschiedliche Resultat kann aber nicht durch eventuelle Kompensationsfehler erklärt werden. Nach Serie A_3 (Bild 30, S. 67) ist für die mittlere Haftperiode der Serie E_5 (von 12.18 - 14.32 Uhr) eine etwa ausgewogene Kompensationsbilanz zu erwarten. Das Ergebnis lässt nur den Schluss zu, dass die Kenntnisse der Ameisen über das Polarisationsmuster des Himmels nicht ausreichen, um den nicht horizontparallelen E-Vektor korrekt einzuordnen.
Auch unter UV-Beleuchtung erfolgt also die Richtungswahl ausschliesslich nach optischer Information. Wiederum bestimmt das Helligkeitsmuster die Richtung der phototaktischen Bewegungskomponente, lässt aber die kompassgemässe unberührt.

2.2 Orientierung nach dem ganzen Himmelsmuster

Nachdem sichergestellt ist, dass auch bei natürlicher Beleuchtung nur optische Information verwendet wird, kann das Kompensationsproblem dahingehend weiter untersucht werden, dass man den Versuchstieren die Sicht auf das ganze durch den Wagenausschnitt sichtbare Himmelsmuster frei gibt. Der Wagenausschnitt wird nur noch mit dem UV-Plexiglas bedeckt. Zunächst soll geprüft werden, ob auch bei der Musterorientierung das lineare Extrapolationsverfahren (Methode 4) und die Verrechnung einer Durchschnittsgeschwindigkeit (Methode 5 oder 6) ausgeschlossen werden können. Diesem Zweck dienen die Serien $SP_{1,2}$ und $SPa_{1,2}$ (Tab. 12, Bild 40). Sie wurden in Zusammenarbeit mit Herrn Wehner ausgeführt (Wehner & Lanfranconi 1981). Da gerade sammelfreudige Kolonien der sympatrisch lebenden vollkommen schwarzen Cataglyphis albicans (Fabr.) zur Verfügung standen, wurden beide Arten geprüft.
Die Tiere der Serien SP_1 und SPa_1 wurden vormittags, bei geringer Azimutwinkelgeschwindigkeit des Polarisationsmusters gefangen und in mehreren Gruppen kurz nach Mittag getestet. Für sie wä-

Serie	Gruppe	n	Fangzeit ± S.D. [h]	Haftzeit ± S.D. [h]	P_F	P_{S_1}	P_{S_2}
SP_1	1	16	10.43 ± 0,15	2,81 ± 0,21	> 0,20	< 0,01	< 0,01
	2	13		3,37 ± 0,18	> 0,20	< 0,01	< 0,01
SP_2	3	18	12.29 ± 0,23	3,14 ± 0,23	> 0,20	< 0,01	< 0,01
	4	12		3,84 ± 0,27	> 0,20	< 0,01	< 0,01
	5	10		5,03 ± 0,19	> 0,20	< 0,01	< 0,01
	6	8		5,64 ± 0,21	> 0,20	< 0,01	> 0,05
SPa_1	1	18	10.09 ± 0,30	3,13 ± 0,21	> 0,20	< 0,01	< 0,01
	2	21		3,48 ± 0,26	> 0,20	< 0,01	< 0,01
	3	15		3,82 ± 0,28	> 0,20	< 0,01	< 0,01
SPa_2	4	9	12.26 ± 0,20	3,24 ± 0,21	> 0,20	< 0,01	< 0,01
	5	13		3,87 ± 0,18	> 0,10	< 0,01	< 0,01

Tab. 12: Angaben zu Bild 40. $SP_{1,2}$, C. bicolor; $SPa_{1,2}$, C. albicans; P_F, Prüfung, ob die geschätzten von den tatsächlichen Sonnenazimuten abweichen. (Es wird der F-Test verwendet, da auch das objektive Sonnenazimut innerhalb der Testgruppen variiert.) P_{S_1}, Prüfung von Methode 4; P_{S_2}, Prüfung von Methode 5.

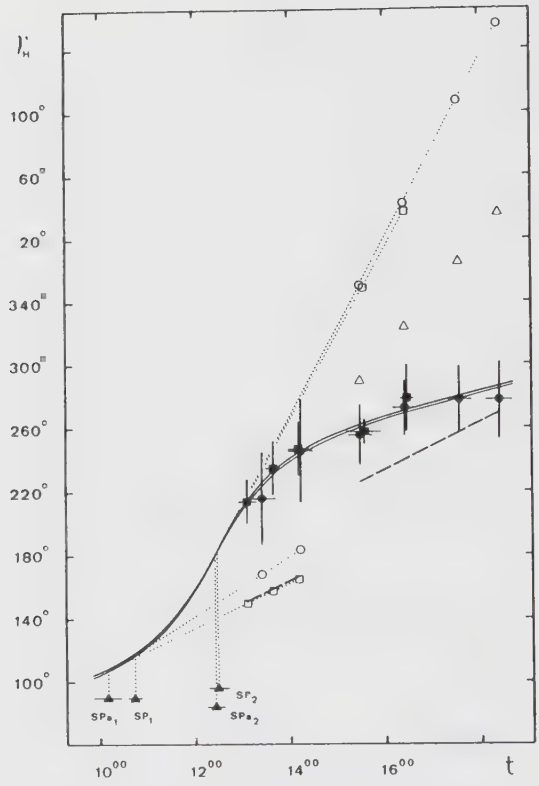


Bild 40: Orientierung von C. bicolor (Serien $SP_{1,2}$) und C. albicans (Serien $SPa_{1,2}$) nach längeren Haftzeiten bei freier Sicht auf das ganze Himmelsmuster. Durchgezogene Linien: Sonnenazimutkurven vom ersten und letzten Versuchstag (23./29.7.). Die eingetragenen Sonnenazimutschätzungen sind unkorrigiert, da bei freier Sicht auf das Himmelsmuster kein Phototaxiseffekt feststellbar ist (vgl. Bild 41, S. 95). γ_H, Sonnenazimut; t, mitteleuropäische Zonenzeit.

Verwendete Symbole:

	C. bicolor	C. albicans
Fangzeit Geschätztes Sonnenazimut	▲ ●	▲ ■
Erwartungswerte nach - Methode 4 - Methode 5 - Hypothese 7 (S. 69)	····○ ——— △	····□

ren nach den Methoden 4, 5 und 6 zu kleine Kompensationswinkel zu erwarten. Die zur Mittagszeit gefangenen und nachmittags getesteten Serien SP_2 und SPa_2 müssten nach Methode 4 viel zu grosse, nach den Methoden 5 oder 6 zu kleine Winkel kompensieren. (Zur Zeit der Versuche lag die Durchschnittsgeschwindigkeit des sichtbaren Sonnenganges mit 16,4°/h so nahe beim 24 h-Mittel von 15°/h, dass die Erwartungen nach den Methoden 5 und 6 praktisch zusammenfallen. In Bild 40 sind deshalb nur die Erwartungswerte nach Methode 5 eingetragen.) Für beide Ameisenarten und alle Gruppen kann Methode 4 signifikant verworfen werden (P_{s_1}, Tab. 12), ebenso Methode 5, ausser für Gruppe 6 bei C. bicolor (P_{s_2}, Tab. 12). Geschätzte und tatsächliche Sonnenazimute unterscheiden sich in keinem Fall signifikant (P_F, Tab. 12). Gemessen an den (in Bild 40 eingezeichneten) mittleren Winkelabweichungen erbringt die kleinere, aber schneller laufende C. albicans gar eine bessere Orientierungsleistung.

Theoretisch bleiben jetzt noch 2 Möglichkeiten zu diskutieren: Wird die Musterbewegung nach derselben Methode kompensiert wie die Sonnenbewegung, dann müssen unter beiden Orientierungsbedingungen Kompensationsfehler in der gleichen Grössenordnung und Richtung auftreten. Können die Ameisen aber die Rotation des Musters wahrnehmen, entfällt das Kompensationsproblem; es dürfen keine Fehler auftreten.
Weitere Serien, die ebenfalls unter dem mit dem UV-Plexiglas bedeckten Wagen ausgeführt wurden, sind in den Tab. 13 und 14 zusammengestellt. Die Tiere der mit "SP" bezeichneten Serien hatten freie Sicht auf Polarisationsmuster und Sonne, soweit diese hoch genug stand, um nicht vom Wagenrand abgedeckt zu werden. Bei den mit "P" bezeichneten Serien war der Sonnenschirm montiert. Er deckte nur einen kleinen Teil des in der Umgebung der Sonne schwach ausgebildeten Polarisationsmusters ab (vgl. Bild 12, S. 34). Von den insgesamt 42 Tieren der Serie SP_3 hatten 23 einen Sollwinkel links (Gruppe SP_{3L}), 19 einen solchen rechts der Sonne einzuhalten (Gruppe SP_{3R}). Die mittleren Laufrichtungen dieser beiden Gruppen, sowie jene der ebenfalls gleichzeitig und mit gegensin-

Serie	n	$t_M \pm$ S.D. [h]	Haftzeit [h]	$\omega_o \pm s$	$\omega_s \pm s$	P_F
SP_{3a}	14	12.02 ± 0,08	1,0	55,8 ± 2,7	39,2 ± 10,0	< 0,001
SP_{3b}	14	12.19 ± 0,10	1,0	60,9 ± 1,2	47,0 ± 11,5	< 0,001
SP_{3c}	14	12.37 ± 0,08	1,0	58,7 ± 1,9	44,2 ± 18,1	< 0,010
SP_4	12	14.23 ± 0,25	1,0	16,0 ± 2,3	25,1 ± 10,3	< 0,010
SP_5	13	15.34 ± 0,27	1,0	9,5 ± 0,7	11,8 ± 8,7	> 0,200

Tab. 13: Daten der Serien SP_{3-5} zu den Bildern 41 und 42. t_M, Haftzeitmitte; ω_o, Azimutwanderung der Sonne während der Haftzeit [Grad]; ω_s, von den Versuchstieren geschätzte Azimutdifferenzwinkel [Grad]; P_F, F-Test zum Vergleich von ω_o und ω_s.

Serie	n	Fangzeit ± S.D. [h]	Haftzeit ± S.D. [h]	$\gamma_s \pm s$	$\gamma_H \pm s$
$P_{1,2}$	17	11.51 ± 0,25	1,03 ± 0,05	198,1 ± 11,3	201,2 ± 9,8
$P_{3,4}$	20	15.23 ± 0,25	1,00 ± 0,00	271,5 ± 11,7	266,8 ± 2,3
P_5	10	13.08 ± 0,20	0,52 ± 0,18	222,3 ± 10,9	233,6 ± 5,8

Tab. 14: Daten der P-Serien zu den Bildern 41 und 43. γ_H, Sonnenazimut zur Testzeit; γ_s, von den Versuchstieren geschätztes Sonnenazimut.

nigen Sonnenwinkeln getesteten Serienpaare $P_{1,2}$ und $P_{3,4}$ sind in Bild 41 bezüglich der Sollrichtung aufgetragen. Sowohl mit als auch ohne Sonnenabdeckung sind keine gegensinnigen, vom Sonnenwinkel abhängigen Abweichungen feststellbar. Bei Sicht auf einen grösseren Teil des Himmelsmusters tritt offensichtlich kein Phototaxiseffekt auf. Abweichungen von der Sollrichtung sind deshalb vollumfänglich als Kompensationsfehler zu interpretieren.
Die Serien SP_{3-5} hatten exakt einstündige Haftzeiten. Sie können deshalb in der gleichen Art wie Serie A_3 dargestellt werden (Bild 42). Ein Vergleich mit Bild 30 (S. 67) zeigt, dass bei der Musterorientierung qualitativ die gleichen Kompensationsfehler auftreten wie bei der Sonnenorientierung: eine Unterschätzung der schnellen mittäglichen und eine Ueberschätzung der langsamen nachmittäglichen Azimutbewegung. Die Fehler lassen sich statistisch sichern (P_F in Tab. 13).
Die 3 P-Serien sind bezüglich Datum (vgl. Kap. II.7) und Haftzeit

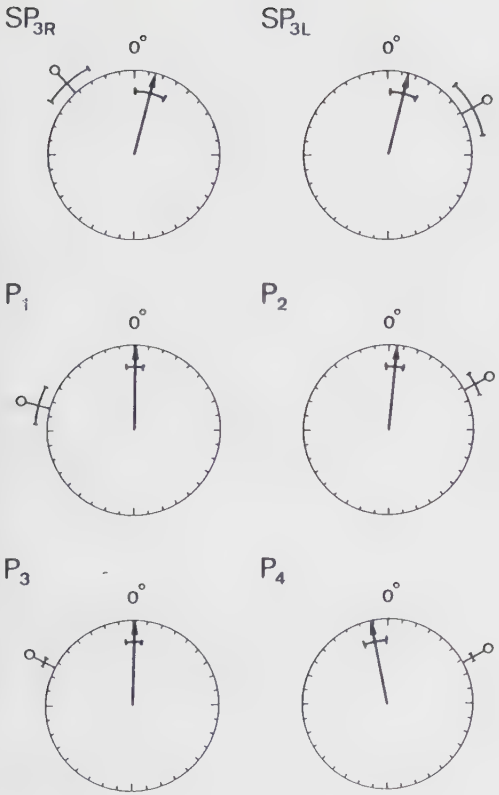


Bild 41: Prüfung der Parallelserien $SP_{3L,3R}$, $P_{1,2}$ und $P_{3,4}$ auf einen Phototaxiseffekt. 0°, Sollrichtung; o, Lage der Sonne bezüglich der Sollrichtung; Pfeile: mittlere Laufrichtungen.

uneinheitlich. In Bild 43 sind deshalb die von den Ameisen nach der Haft geschätzten Sonnenazimute und entsprechende Stücke der am Testtag geltenden Sonnenazimutkurven eingetragen. Auch diese Serien zeigen qualitativ dieselben Kompensationsfehler. Damit darf angenommen werden, dass die Kompassorientierung nach der isolierten Sonne wie jene nach dem Polarisationsmuster auf der gleichen Kompensationsmethode beruht.[7]

---

[7] Auch Bienen sind nicht in der Lage die Drehung des Polarisationsmusters direkt wahrzunehmen. Dies lässt sich aus einem Versetzungsexperiment von Renner (1959) schliessen. Renner führte an der Ostküste der USA eine kombinierte Zeit-Richtungs-Dressur durch. Dann transportierte er den Bienenstock per Flugzeug an die Westküste (Längenversetzung: 48,65°, Breitenversetzung: 2,35°). Wegen der geringen Breitenversetzung entsprach die Sonnenbahn am Versuchsort weitgehend jener am Dressurort. Die Ortszeiten differierten aber um 3,24 h. Eine Orientierung nach der Drehachse des Himmelsmusters hätte die Bienen auch am Versuchsort jederzeit in die Dressurrichtung geführt. Die Bienen suchten den Futterplatz aber nicht nur in einer neuen Richtung, sondern änderten ihre Suchrichtung auch mit der Tageszeit entsprechend der durch die Längenversetzung bewirkten Azimutverschiebung der Sonne. Sie hielten sich also an die Sonnenazimutkurve des Dressurortes. Die Tatsache, dass die Bienen nicht in konstanter Richtung suchten, zeigt klar, dass ihnen (in unbekanntem Gelände) ausser der zeitkompensierten Himmelsorientierung keine weiteren Möglichkeiten zur Festlegung einer Kompassrichtung zu Gebote stehen.

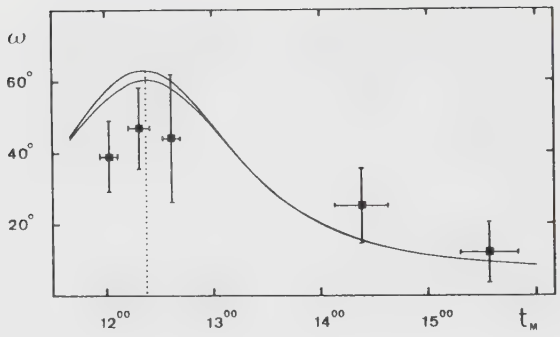


Bild 42: Von den Serien SP_{3-5} für die einstündige Haftzeit einkalkulierte Kompensationswinkel (ω_s) im Vergleich zu den Azimutdifferenzkurven (ausgezogene Linien) des ersten und letzten Versuchstages (3.7./10.7.). t_M, Haftzeitmitte; punktierte Linie: Kulminationszeit der Sonne.

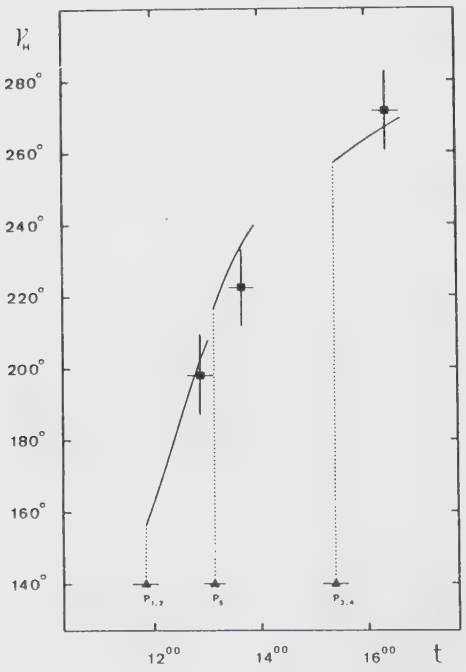


Bild 43: P-Serien, Kompensation der Musterdrehung während der Haft. Durchgezogene Linien: Sonnenazimutkurven der entsprechenden Testtage; ▲, Fangzeit; ■, von den Versuchstieren geschätzte Sonnenazimute; γ_H, Sonnenazimut; t, mitteleuropäische Zonenzeit.

3 Jahreszeitliche Variation der Sonnenbewegung

In Tunesien ändert sich die Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne im Laufe des Jahres beträchtlich. Es stellt sich die Frage, ob der Himmelskompass von Cataglyphis auch gegenüber dieser Variation der Sonnenbewegung flexibel ist. Für eine klare Antwort müsste der ganze Tagesgang der subjektiven Sonnenazimutkurve zu verschiedenen Jahreszeiten gemessen werden. Aus zeitlichen Gründen musste die Untersuchung aber darauf beschränkt werden, über die zur Verfügung stehende Versuchszeit verteilt, Daten für wenigstens eine Tageszeit zu sammeln. Gewählt wurde die Mittagszeit wegen der dann maximalen Variation der Azimutwinkelgeschwindigkeit im Jahresgang. Die Versuchsserien - ergänzt durch geeignete Daten bereits vorgestellter Serien - sind in Tab. 15 aufgelistet.
Die individuellen Haftzeiten waren wieder auf genau 1 h festgelegt. Die Tiere der A-Serien orientierten sich unter dem orangen Plexiglas nur nach der Sonne. Ihre Kompensationswinkel sind in gleicher Weise wie die der Serie A_3 phototaxiskorrigiert. Die SP-Serien wurden unter dem UV-Plexiglas getestet. Da sich Zonen- und Sonnenzeit über Jahr gegeneinander verschieben, erfolgen die Zeitangaben in der direkt vergleichbaren Sonnenzeit. Bild 44 zeigt das Ergebnis. Serie A_5 fällt in die Zeit der Sommersonnenwende. Die Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne ist maximal. In dieser Jahreszeit unterschätzen die Ameisen die mittägliche Sonnenwanderung um etwa 50%. Nach 1 h Haft führt dies zu einem Richtungsfehler von 30°. Während die mittägliche Wandergeschwindigkeit der Sonne in den folgenden Monaten abnimmt, steigen die von den Ameisen geschätzten Beträge zunächst leicht an und bleiben dann etwa stabil. Im F-Test erweisen sich nur die Mittelwerte der ersten beiden Serien (A_5 und SP_3) als sicher verschieden ($P_F < 0,01$). Die These, die subjektive Sonnenazimutkurve der Ameisen verändere sich im Laufe des Jahres, kann folglich nicht verworfen werden, ist materiell aber nur schwach gestützt. Schwer verständlich ist der Befund, dass die Kompensationswinkel noch zunehmen, nachdem der Azimutdifferenzwinkel sein Maximum schon erreicht hat und wieder abnimmt. Die Vermutung, es könnte ein

Serie	mittleres Testdatum	n	t_{MS} ± S.D.[h]	ω_o ± s	ω_s ± s
A_5	24.6.	38	11.58 ± 0,32	60,4 ± 3,6	30,3 ± 26,4
SP_3	7.7.	42	11.57 ± 0,27	58,5 ± 2,9	43,5 ± 14,0
SP_6	21.7.	17	11.57 ± 0,27	52,2 ± 2,0	42,7 ± 17,2
A_3^*	30.7.	26	12.03 ± 0,28	47,8 ± 2,8	40,4 ± 28,1
A_6	19.8.	21	12.02 ± 0,27	38,2 ± 0,9	42,1 ± 21,9

Tab. 15: Einschätzung der mittäglichen Sonnenwanderung zu verschiedenen Jahreszeiten. t_{MS}, Haftzeitmitte (Sonnenzeit); ω_o, Sonnenwanderung während der Haftzeit [Grad] ; ω_s, von den Versuchstieren geschätzte Sonnenwanderung [Grad] ; * in die Mittagszeit fallende Daten der Serie A_3.

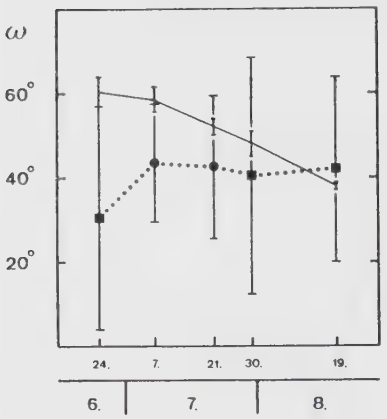


Bild 44: Vergleich der tatsächlichen (durchgezogene Linie) mit der von den Versuchstieren geschätzten Sonnenwanderung während der einstündigen Haftzeit (punktierte Linie) in verschiedenen Jahreszeiten. Abszisse: Datum der Versuche.

Lernprozess vorliegen, muss wegen der Lebensdauer der Ameisen zurückgewiesen werden. Nach P. Schmid (pers. Mitteilung) verbringen die Jungtiere durchschnittlich etwa 6 Wochen im Nest, ohne sich an der Oberfläche zu zeigen. Im folgenden "Aussendienst" ist ihre Lebenserwartung äusserst kurz. Den ganzen Sommer über ergibt sich eine "Halbwertszeit" von nur etwa 4 Tagen. Die Abnahme der Kompensationsfehler ($\omega_o - \omega_s$), die sich über Monate erstreckt, kann also sicher nicht auf einem langsamen Lernprozess der einzelnen Individuen beruhen. Könnten die Ameisen die jahreszeitliche Veränderung der Sonnenbahn feststellen, müssten die Kom-

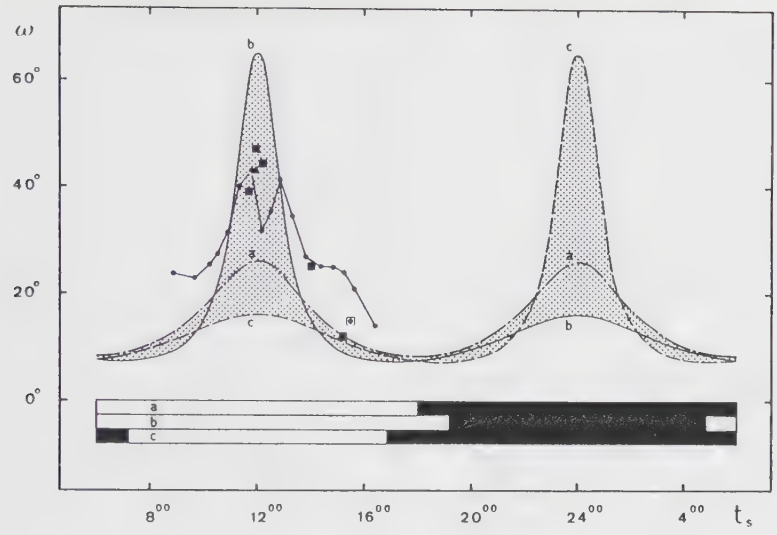


Bild 45: Jahresextreme der Azimutdifferenzwinkel (ω_o) pro h. Alle über das Jahr auftretenden stündlichen Wanderwinkel der Sonne liegen im Bereich der gerasterten Fläche. Er wird durch die Kurven a (—·—·—), b (————) und c (— — —) begrenzt.

a: 21.3./ 23.9. (Tag- und Nachtgleiche)
b: 21.6. (Sommersonnenwende)
c: 21.12. (Wintersonnenwende)

Diese Kurven geben die Winkel an, welche die Sonne innerhalb einer halben h vor und nach der angegebenen Abszissenzeit t_s (Sonnenzeit) zurücklegt (nach Formel 21, S. 145). Die ebenfalls mit a, b und c bezeichneten Balken geben die Länge von Tag und Nacht der entsprechenden Jahreszeit wieder. Die eingetragenen Symbole geben die Kompensationswinkel (ω_s) folgender Serien wieder:

Serie	Testdatum
■ SP_3, SP_4, SP_5	3.7. - 10.7.
▲ SP_6	21.7.
●—●—● A_3	25.7. - 5.8.
◉ $P_{3,4}$	8.8. - 9.8.

pensationswinkel mit dem Azimutdifferenzwinkel abnehmen. Gegen die alternative Annahme, die Ameisen könnten nach einer angeborenen, über die ganze sommerliche Aktivitätsperiode gemittelte Sonnenazimutkurve kompensieren, spricht der signifikante Unterschied von Serie A_5 und SP_3. Ein stärkeres Argument gegen dieselbe These

ist aus Bild 45 abzuleiten, in der die Kompensationswinkel aller für 1 h inhaftierter Serien mit der Jahresvariabilität der Azimutdifferenzkurve verglichen werden. Ueber die jährliche Aktivitätsperiode schwanken die Azimutdifferenzwinkel der Sonne etwa zwischen Kurve a und b. Mittags, aber nicht vor- und nachmittags liegen die Kompensationswinkel in diesem Bereich. Im Prinzip könnte auch eine angeborene Sonnenazimutkurve der jahreszeitlichen Aenderung der Sonnenbahn folgen, sei dies vorprogrammiert oder durch überlagerte Lernprozesse gewonnen worden. Dann müssten sich aber die Kompensationswinkel in der Zeit zwischen Serie A_5 und SP_3 ebenfalls in umgekehrter Richtung ändern. Es bleibt nur die Vorstellung übrig, dass die subjektive Sonnenazimutkurve doch von einem Lernprozess abhängt, dass sich aber die Lernmöglichkeiten für die zu verschiedenen Jahreszeiten lebenden Individuen nicht nur mit der aktuellen Sonnenbahn, sondern auch durch eventuelle Unterschiede in der täglichen Aktivitätsperiode (oder andere Faktoren) ändern (vgl. dazu Kap. IV.1).

4 Quantitative Aspekte der Kompensationsmessungen

4.1 Homogenität der Stichproben

Eine Voraussetzung für die bisher praktizierte Argumentation, die über die mittleren Kompensationswinkel ganzer Gruppen erfolgte, bleibt noch zu prüfen: Die Stichproben müssen homogen sein. Sollten sie z. B. Jungtiere enthalten haben, welche die Sonnenwanderung vielleicht noch nicht kompensieren können, wäre eine zweigipflige Verteilung der Einzelmesswerte zu erwarten (mit einer ersten Häufung um $\omega_s = 0°$). Die Mittelwerte wären dadurch erniedrigt, und es würden falsche Schlüsse gezogen. Eine solche Inhomogenität müsste sich speziell deutlich bei den Langzeit-Haftserien zeigen. Bild 46 bringt als Beispiel die Verteilung der Serie A_4, Gruppe 7 (Kap. III.1.3.2). Diese 12 Tiere befanden sich über 5 h in Haft. In dieser Zeit wanderte die Sonne um etwa 107°. Der kleinste Kompensationswinkel beträgt 51°. Die übrigen Langzeit-Haftserien zeigen ebenfalls eingipflige Verteilungen. Auch die Serien

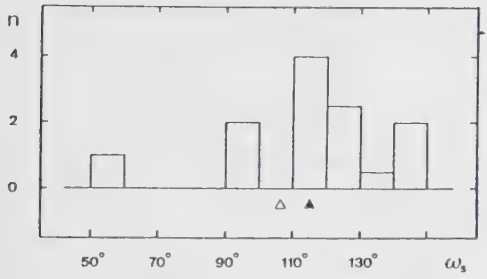


Bild 46: Verteilung der Kompensationswinkel (ω_s) von Gruppe 7, Serie A_4. n, Anzahl Werte pro 10°-Klasse (Werte auf den Klassengrenzen sind als n = 1/2 auf die benachbarten Klassen verteilt); △, Mittelwert der Azimutdifferenzwinkel (ω_o); ▲, Mittelwert der Kompensationswinkel (ω_s).

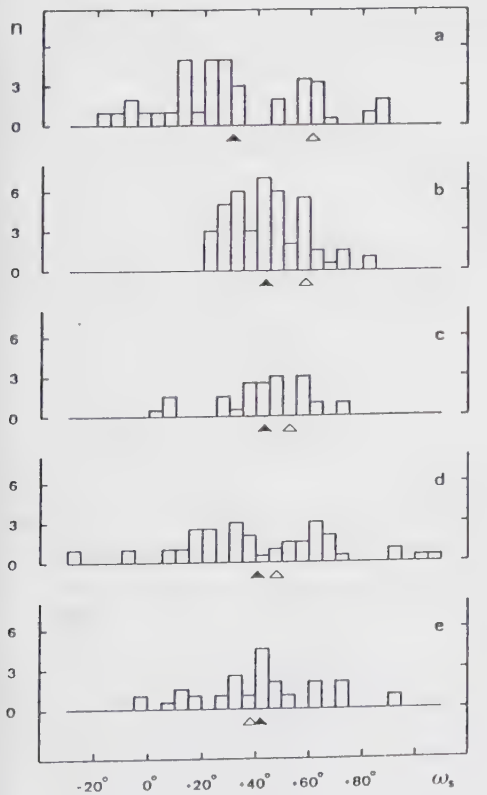


Bild 47: Verteilung der Kompensationswinkel zu verschiedenen Jahreszeiten. a, Serie A_5 (22. - 27.6.); b, SP_3 (3. - 10.7.); c, SP_6 (21. - 22.7.); d, A_3^* (25.7. - 5.8.); e, A_6 (18. - 19.8.).

mit kürzer inhaftierten Tieren sind in allen geprüften Jahreszeiten homogen. Dies sei an den über die ganze Experimentierzeit gestreuten Testserien der Tab. 15 (S. 98) demonstriert. Ihre Ver-

teilungen sind in Bild 47 dargestellt. Sie wurden mit dem χ^2-Anpassungstest auf Homogenität geprüft. Serie A_5 kann mit $0,05 < P_{\chi 2} < 0,10$ weder als klar homogen noch als klar nicht-homogen bezeichnet werden. Es muss aber berücksichtigt werden, dass bei ihr auch die Azimutdifferenzwinkel der Sonne am stärksten streuen. Die anderen Stichproben sind mit $P_{\chi 2} > 0,30$ sicher normal verteilt. Die gemessenen mittleren Kompensationswinkel dürfen folglich als realer Ausdruck der individuellen subjektiven Sonnenazimutkurven betrachtet werden.

4.2 Vergleich der Kompensation bei unterschiedlich langen Haftzeiten

Die einstündigen Haftserien, ob nun mit orangem oder UV-Plexiglas durchgeführt, ergeben ein qualitativ klares Bild der Kompensationsfehler. Von der ersten Messung am 24.6. bis gegen Mitte August wird die Azimutbewegung der Sonne über Mittag unterschätzt, in den Morgen- und Nachmittagsstunden überschätzt. Bei den Serien mit länger inhaftierten Tieren treten vergleichsweise erstaunlich geringe Kompensationsfehler auf (vgl. die Bilder 32, S. 71 und 40, S. 92). Auch in früheren Arbeiten mit Cataglyphis wird nie von auffälligen Richtungsfehlern berichtet, obwohl die Versuchstiere oft (aus rein praktischen Gründen) für längere Zeit inhaftiert waren. Zum Beispiel Duelli (1971) erhielt von 15 Ameisen, deren Haftzeiten zwischen 36 und 60 h lagen, eine noch signifikant in Sollrichtung orientierte Verteilung. Selbstverständlich ist zu erwarten, dass der Kompensationswinkel unabhängig von der Haftdauer immer aufgrund derselben subjektiven Sonnenazimutkurve bestimmt wird. Es gilt also abzuschätzen, ob sich die je nach Tageszeit gegensinnigen Kompensationsfehler bei den Langzeit-Haftserien gerade etwa neutralisieren könnten. Die Kompensationswinkel unterschiedlich lange inhaftierter Serien sind nicht direkt vergleichbar. Aus den kontinuierlich über den Tag gemessenen Kompensationswinkeln der Serie A_3 lässt sich aber näherungsweise die von diesen Tieren verwendete subjektive Sonnenazimutkurve konstruieren. Sie gibt dann die Erwartungswerte für die länger inhaftierten Serien an. Zur Erläuterung des Verfahrens ist in Bild 48 das

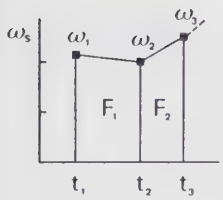


Bild 48: Hilfsfigur zur Erläuterung der Konstruktion der subjektiven Sonnenazimutkurve.

Ergebnis der Serie A_3 (Bild 30, S. 67) noch einmal schematisch dargestellt. Interpretiert man den aus den Verbindungslinien der gleitenden Durchschnitte (ω_i) gebildeten Kurvenzug als subjektive Azimutdifferenzkurve, dann entspricht die Fläche unter dem Kurvenzug zwischen 2 beliebig gewählten Tageszeiten etwa dem für diese Tagesperiode eingesetzten Kompensationswinkel. Für die Fläche F_i gilt:

$$F_i = (t_{i+1} - t_i) \frac{(\omega_{i+1} + \omega_i)}{2}$$

Trägt man, vom Zeitpunkt t_1 ausgehend, die Teilsummen F_1, $F_1 + F_2$, ... , $F_1 + F_2 + ... + F_n$ gegen die Zeiten t_2, t_3, ... , t_{n+1} auf, ergibt sich die in Bild 49 mit b bezeichnete Kurve. Kurve a zeigt die wirkliche Sonnenazimutkurve am mittleren Testtag

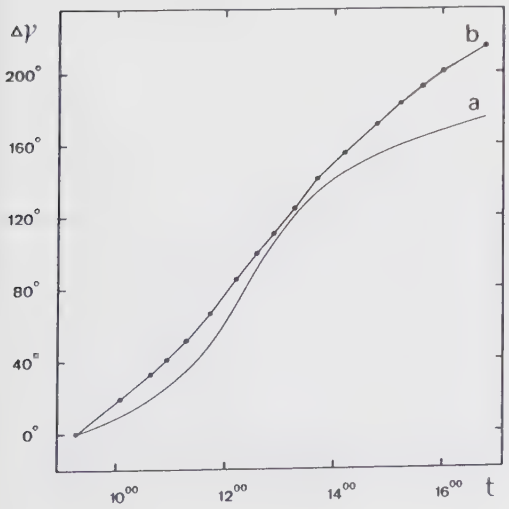


Bild 49: Objektive (a) und subjektive Sonnenazimutkurve (b), nach Serie A_3.

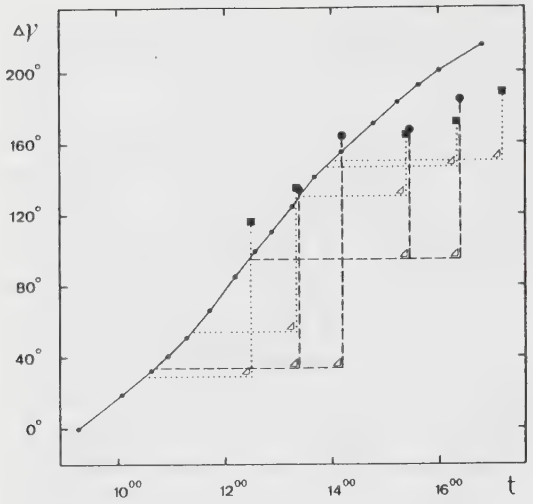


Bild 50: Vergleich der Kompensationswinkel einiger Langzeit-Haftserien mit den Erwartungen nach Serie A_3 (durchgezogene Kurve). Unterbrochene Linien: Haftdauer und geschätzte Kompensationswinkel der Serien $SP_{1,2}$, Gruppe 1 - 4 (Tab. 12, S. 91); punktierte Linien: Serie A_4, Gruppe 1, 2, 3, 5 und 6 (Tab. 6, S. 72).

der Serie A_3. Der Vergleich zeigt, dass sich bei Serie A_3 die gegensinnigen Kompensationsfehler über die geprüfte Tageszeit nicht gänzlich aufheben. Die Ueberkompensation morgens und abends überwiegt. Eine Ameise, die sich an die subjektive Sonnenazimutkurve nach Serie A_3 hält, müsste - von kurz nach 9.00 Uhr bis kurz nach 17.00 Uhr eingesperrt - einen Kompensationsfehler von etwa 40° machen.

In Bild 50 werden die Langzeit-Haftserien, die etwa in der gleichen Jahreszeit wie Serie A_3 ausgeführt wurden (vgl. Kap. II.7) und deren Haftzeiten im Zeitbereich der konstruierten Kurve liegen, mit dieser verglichen. Bei den über die Mittagszeit geprüften Langzeit-Haftserien liegen die Azimutschätzungen etwas höher als nach Serie A_3 zu erwarten. Grössere und umgekehrte Differenzen zeigen sich bei den nachmittags eingesperrten Gruppen. Nach den Langzeit-Haftserien zu schliessen, kompensiert also Cataglyphis genauer, als Serie A_3 vermuten lässt. Die Sonnenbewegung wird mittags etwas weniger unterschätzt, nachmittags deutlich weniger überschätzt. Eher an Serie A_3 als an den Langzeit-Haftserien zu zweifeln, ist berechtigt, weil auch die unter dem UV-Plexiglas getesteten, für 1 h inhaftierten Tiere nachmittags weniger

überkompensieren als Serie A_3 erwarten lässt (vgl. die Bilder 30 S. 67 und 42, S. 96). Die Laufrichtungen dieser Tiere zeigen keine phototaktischen Abweichungen und weisen eine geringere Streuung auf (vgl. Kap. III.6). Wegen der unbefriedigenden Uebereinstimmung von Kurz- und Langzeit-Haftserien ist es angezeigt, die absoluten Beträge der gemessenen Kompensationswinkel mit Vorsicht zu betrachten. Hingegen erscheint mir der Befund, dass Kompensationsfehler tatsächlich auftreten, sowie ihre tageszeitabhängige Richtung gut gesichert. Dass auch bei Langzeit-Haftserien Kompensationsfehler auftreten können, zeigen die N-Serien (vgl. Bild 35, S. 80). Beruhigend ist auch, dass sich keine systematischen Differenzen zeigen: Die länger inhaftierten Tiere schätzen nicht generell grössere oder kleinere Kompensationswinkel als die kürzer inhaftierten. Die Zeitmessung wird offenbar durch die Haftlänge nicht beeinflusst.

5 Zeitsinn

5.1 Verschiebung des Hell-Dunkel-Rhythmus

Der Himmelskompass von Cataglyphis muss auf einem Zeitsinn basieren. Der Versuch, dieses theoretisch geforderte Element nachzuweisen, erschien reizvoll. Zwar befriedigen die erhaltenen Daten noch nicht, doch zeigen sie eine technische Eingriffsmöglichkeit auf. Sie seien deshalb angeführt.

Wird die Sonnenbewegung bezüglich Fixmarken (z. B. Landmarken) beobachtet, kann die Beziehung Sonnenstand - Tageszeit in 2 Richtungen gelesen werden: Entweder schliesst man vom Sonnenstand auf die Zeit (Sonnenuhr), oder von der Zeit auf den Sonnenstand. Bienen nützen tatsächlich beide Möglichkeiten (Beier & Lindauer 1970). Die in unbekanntes Gelände versetzten Ameisen können aber die Tageszeit nicht aus dem Sonnenazimut gewonnen haben. Auch die Sonnenhöhe hat sich als für die Richtungswahl bedeutungslos erwiesen. Sie müssen folglich über einen nicht-solaren Zeitgeber verfügen. 2 Möglichkeiten kommen in Frage: Die Tiere könnten gegenüber einem unbekannten tagesperiodischen Aussenfaktor sensibel sein oder

eine "innere Uhr" besitzen, einen wie auch immer gearteten Oszillator, der eine Zeitmessung unabhängig von äusseren, physikalischen Grössen erlaubt. Auf alle Fälle hat ein Zeitsinn zweierlei zu leisten: Einerseits muss die Haftdauer, andererseits die Tageszeit der Inhaftierung berücksichtigt werden, denn je nach Tageszeit ist eine andere Azimutwinkelgeschwindigkeit zu kompensieren. Die Anforderungen an einen Zeitsinn, die sich daraus ergeben, können am Beispiel einer Sanduhr veranschaulicht werden. In ihrer einfachsten Form eignet sie sich nur zur Messung einer fixen Zeitspanne. Soll die Zeit kontinuierlich messbar, also jederzeit ablesbar sein, muss sie mit einer Skala versehen werden. Damit ein solches Zeitmass als unabhängige Variable zur Beschreibung der Sonnenbewegung dienen kann, muss es noch mit dieser synchronisiert werden, z. B. indem man die Sanduhr immer genau bei Sonnenauf- oder Untergang umdreht. Als Synchronisationssignal eignet sich aber auch jede andere Grösse, die mit der Sonnenbewegung gekoppelt ist. Die Alternative "äusserer Zeitgeber" wäre auf eine jederzeit verfügbare tagesperiodische Grösse angewiesen. Doch auch eine innere Uhr muss hin und wieder justiert werden. Die Abhängigkeit der inneren Uhr von einem Synchronisationssignal kann zur Entscheidung zwischen den beiden Alternativen benützt werden. Gelingt es, den Zeitsinn durch künstliche Synchronisationssignale zu manipulieren, ist die Existenz einer inneren Uhr erwiesen. Eine Desynchronisation muss sich in einer entsprechenden Abweichung von der Sollrichtung manifestieren.

Innere Uhren sind schon öfter nachgewiesen worden (vgl. Kap. IV.2). In vielen Fällen hat sich der tägliche Hell-Dunkel-Wechsel als das entscheidende Synchronisationssignal entpuppt. Am aussichtsreichsten erschien deshalb der Versuch, die Existenz einer inneren Uhr über eine künstliche Verschiebung der Hell-Dunkel-Phasen nachzuweisen. Dazu dienten die Serien U_{1-8}. Die Versuchstiere wurden nach dem Fang einzeln in Glastuben gesteckt, mit Zuckerwasser versorgt und in lichtdicht verschliessbare Kisten gebracht. Das Kisteninnere konnte mit Glühbirnen (Sunlux, 25 Watt) durch Milchgläser diffus beleuchtet werden. Die Beleuchtungsprogramme umfassten nur Hell- und Dunkel-, keine Dämmerphasen. Sie wurden mit

Serie	Haftzeit ± S.D. [h]	Testzeit ± S.D. [h]	Künstliche Hellphase	Sonnenauf-/ Untergang	Wagen-bedeckung
U_1	23,57 ± 0,59	13.19 ± 0,75	04.00 - 19.00	5.43/19.01	oranges Plexiglas
U_2	23,64 ± 0,62	13.24 ± 0,78	06.00 - 21.00		
U_3	47,34 ± 0,54	13.00 ± 0,62	04.00 - 19.00	5.40/19.06	oranges Plexiglas
U_4	47,34 ± 0,45	12.59 ± 0,53	06.00 - 21.00		
U_5	22,63 ± 0,52	12.19 ± 0,58	03.30 - 19.15	5.16/19.29	UV-Plexi-glas
U_6	22,72 ± 0,53	12.25 ± 0,58	05.30 - 21.15		
U_7	47,62 ± 0,59	13.13 ± 0,73	04.00 - 19.00	5.46/18.57	UV-Plexi-glas
U_8	47,62 ± 0,60	13.20 ± 0,73	06.00 - 21.00		

Tab. 16: Versuchsbedingungen der Serien U_{1-8}.

Schaltuhren geregelt, die zugleich einen eventuellen Stromausfall - eine in Maharès öfter auftretende Erscheinung - angezeigt hätten. Wegen der Kontinuierlichkeit des Dämmerungsprozesses kann der natürliche Hell-Dunkel-Wechsel keinem bestimmten Zeitpunkt zugeordnet werden. Zudem führt die Lichtabnahme nicht zu totaler Finsternis. A priori ist deshalb ungewiss, welche Lichtintensität als Synchronisationssignal wirken, d. h. um welchen Betrag die innere Uhr durch einen verschobenen Lichtzyklus verstellt werden könnte. Aus diesem Grund wurden wieder Parallelserien geführt, wobei der einen die Nachtphase verfrüht, der anderen verspätet geboten wurde. So kann für die Hypothese, die innere Uhr werde durch die Kunstlichtprogramme vollständig im gewünschten Sinne umgestellt, anhand der zeitlichen Differenz der Lichtprogramme die zu erwartende Laufrichtungsdifferenz der Parallelserien abgeschätzt werden. Für die Festlegung der Kunstlichtprogramme wurde angenommen, die Synchronisation fände gegen Ende der Abenddämmerung und/oder zu Beginn der Morgendämmerung statt, wobei für die Dämmerphase ein Zeitraum von 45 min geschätzt wurde. Die Versuchsbedingungen der Parallelserien waren bis auf die jeweils um 2 h gegeneinander verschobenen Hell-Dunkel-Wechsel identisch (Tab. 16). Die Serienpaare $U_{1,2}$ und $U_{3,4}$ wurden unter dem orangen Plexiglas, die Paare $U_{5,6}$ und $U_{7,8}$ unter dem UV-Plexiglas durchgeführt. Die Paare $U_{1,2}$ und $U_{5,6}$ waren nur über 1 Nacht, die Paare $U_{3,4}$ und $U_{7,8}$ über 2 Nächte dem Kunstlichtprogramm ausgesetzt. Das Ergebnis einer Laufabschnittauswertung der ersten 7 Laufmeter ist

Serie	A	n	v ± s	P_R	Serie	A	n	v ± s	P_R
	1	12	326,6 ± 60,0	> 0,050		1	11	353,1 ± 59,3	> 0,050
	2	12	317,7 ± 53,3	< 0,025		2	11	332,9 ± 32,7	< 0,001
	3	10	325,6 ± 45,7	< 0,010		3	10	348,6 ± 54,3	< 0,050
U_1	4	9	308,1 ± 41,4	< 0,010	U_2	4	7	330,5 ± 49,6	> 0,050
	5	8	305,5 ± 44,3	< 0,025		5	3	342,5 ± 19,0	
	6	3	271,7 ± 20,7			6	1	346	
	7	2	288,5 ± 3,5			7	1	342	
	1	13	42,5 ± 60,2	> 0,050		1	13	177,6 ± 70,8	> 0,100
	2	13	81,1 ± 64,6	> 0,100		2	13	101,6 ± 70,0	> 0,100
	3	13	62,6 ± 63,1	> 0,100		3	13	78,3 ± 67,8	> 0,100
U_3	4	13	69,0 ± 62,1	> 0,100	U_4	4	12	101,8 ± 56,1	< 0,050
	5	10	79,7 ± 51,6	< 0,025		5	12	107,5 ± 58,6	> 0,050
	6	9	75,7 ± 50,1	< 0,050		6	8	108,3 ± 60,9	> 0,100
	7	7	63,7 ± 39,9	< 0,025		7	4	135,8 ± 59,7	> 0,100
	1	10	350,5 ± 31,4	< 0,001		1	10	28,4 ± 28,9	< 0,001
	2	10	7,5 ± 32,6	< 0,001		2	10	32,4 ± 19,2	< 0,001
	3	10	350,7 ± 35,2	< 0,001		3	10	19,6 ± 36,5	< 0,001
U_5	4	9	339,2 ± 32,1	< 0,001	U_6	4	7	31,1 ± 12,2	< 0,001
	5	7	355,2 ± 35,8	< 0,010		5	5	23,2 ± 6,0	< 0,001
	6	4	5,0 ± 29,0			6	4	16,3 ± 4,0	
	7	2	7,0 ± 25,8			7	3	28,9 ± 13,3	
	1	10	320,6 ± 57,2	> 0,050		1	10	26,3 ± 67,9	> 0,100
	2	10	339,4 ± 57,8	> 0,050		2	10	29,3 ± 62,0	> 0,100
	3	10	330,9 ± 63,5	> 0,100		3	10	21,9 ± 62,0	> 0,100
U_7	4	9	0,1 ± 63,8	> 0,100	U_8	4	10	1,2 ± 67,0	> 0,100
	5	8	303,8 ± 65,0	> 0,100		5	9	82,3 ± 59,3	> 0,100
	6	8	312,3 ± 60,1	> 0,100		6	9	58,5 ± 67,2	> 0,100
	7	8	308,5 ± 61,0	> 0,100		7	9	54,1 ± 67,2	> 0,100

Tab. 17: Nicht phototaxiskorrigierte, kreisstatistische Daten der Serien U_{1-8}. A, Laufabschnitte [m]; v, Laufabschnittmittelwerte [Grad], bezogen auf die Sollrichtung.

in Tab. 17 und Bild 51 wiedergegeben. Die starke Streuung der Laufrichtungen zeigt, dass die Orientierung schon nach 24 h und vor allem nach 48 h Haft sehr schlecht ist. Dies kommt auch in der Form der Testläufe zum Ausdruck. Sie sind wenig geradlinig und häufig von Schlaufen unterbrochen. Viele Laufabschnittverteilungen können nicht von einer Zufallsverteilung unterschieden werden (P_R, Tab. 17). Immerhin liegen aber die Mittelwerte der einzelnen Serien etwa im gleichen Sektor, und für alle 4 Serienpaare gilt: Die Serien mit vorverschobener Nachtphase (ungerade

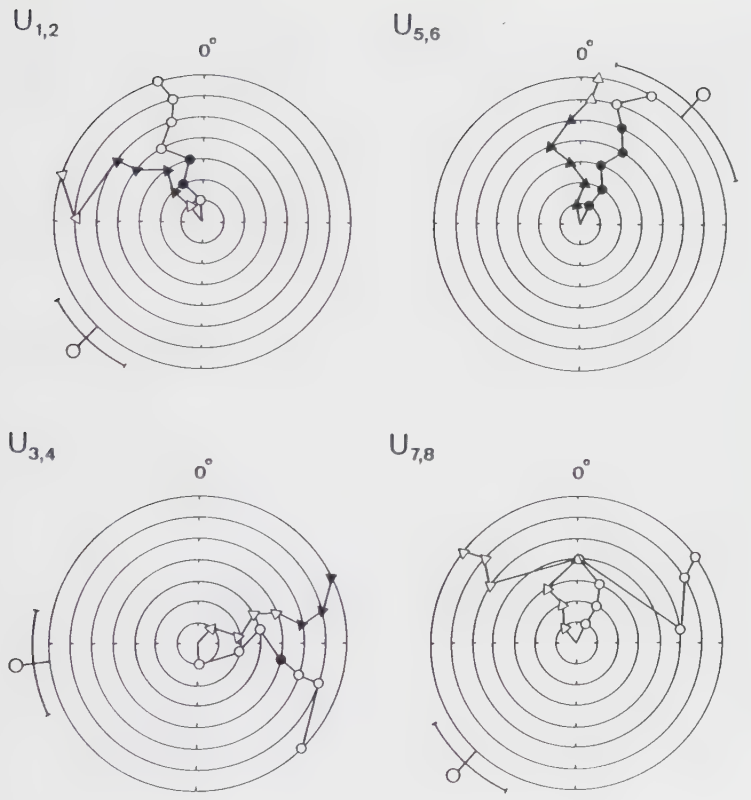


Bild 51: Laufrichtungen von Ameisen der Serien U_{1-8} bezüglich der Sollrichtung (0°). Parallelserien sind im gleichen Diagramm dargestellt. ▲, Serien mit vorverschobener Nachtphase; ●, Serien mit nachverschobener Nachtphase; offene Symbole: Verteilungen ohne gesicherte Vorzugsrichtung; —O, Sonnenstand zur Testzeit.

Seriennummern) zeigen gegenüber ihren Parallelserien eine im Gegenuhrzeigersinn verschobene Laufrichtung. Dies entspricht der Erwartung für eine vor- bzw. nachgehende Uhr. Statistisch sichern lassen sich allerdings nur die Laufrichtungsdifferenzen des 1. und 4. Laufabschnittes des Serienpaares $U_{5,6}$ ($P_r < 0,05$, resp. $< 0,01$). Die Laufrichtungen der unter dem UV-Plexiglas getesteten Tiere (Serien $U_{5,6}$ und $U_{7,8}$) bestätigen, dass bei der Orientierung nach dem ganzen Himmelsmuster kein Phototaxiseffekt auftritt,

selbst nach Haftzeiten von bis zu 48 h. Die Laufrichtungen der 24 h inhaftierten unter dem orangen Plexiglas getesteten Tiere der Serien $U_{1,2}$ entsprechen dem gewohnten Bild einer Ueberlagerung der kompassgemässen und einer positiv-phototaktischen Bewegungstendenz. Bei den Serien $U_{3,4}$ sind die Laufrichtungen ohne weitere Versuche nicht erklärbar. Man könnte annehmen, dass nach 48 h Haft die positive in eine negative Phototaxistendenz umgeschlagen hat.

Bei der Beurteilung der Daten muss berücksichtigt werden, dass die zu erwartenden Abweichungen von der Sollrichtung entsprechend der Aenderung der Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne stark von der Testzeit abhängen. Dies veranschaulicht Bild 52 anhand der am besten orientierten Serien $U_{5,6}$. Die Prüfung der insgesamt 20 Testtiere beanspruchte etwa 2 h. In dieser Zeit nimmt der für die Tiere mit vorgehender Uhr zu erwartende Fehler insgesamt ab; entgegengesetzt verhält sich die Erwartung für die Parallelserie. Tatsächlich folgen die Daten ungefähr diesen Trends. Die auf die mittlere Testzeit bezogenen Laufrichtungsmittelwerte von Bild 51 erscheinen dadurch nivelliert, was natürlich die statistische Unterscheidung der Parallelserienwerte erschwert.

Bild 52 erlaubt es auch, den quantitativen Einfluss des verschobenen Lichtwechsels auf die innere Uhr abzuschätzen. Die gemessenen Lauffehler sind deutlich kleiner als die erwarteten. Offensichtlich lässt sich die innere Uhr in 24 h nicht vollständig umstellen. Dies entspricht den Befunden bei anderen Tierarten. Beier (1968) dressierte Bienen in geschlossenen Flugräumen auf eine bestimmte Fütterungszeit und verschob dann den Hell-Dunkel-Wechsel um mehrere Stunden. Die an den folgenden Tagen gemessenen Anflugszeiten am Futterplatz reflektieren die Verschiebung der inneren Uhr. Sie ist schon am ersten Versuchstag deutlich sichtbar, erreicht die volle Synchronisation mit dem neuen Lichtzyklus aber erst nach 3 - 5 Tagen. Zusätzlich zur neuen Futtersuchzeit wird der Futterplatz aber immer noch auch zur alten Dressurzeit angeflogen. Die künstliche Phasenverschiebung spaltet die innere Uhr offenbar in einen konservativen und einen schnell anpassungsfähigen Teil. Eine Umstimmungszeit von 3 - 4 Tagen fanden auch

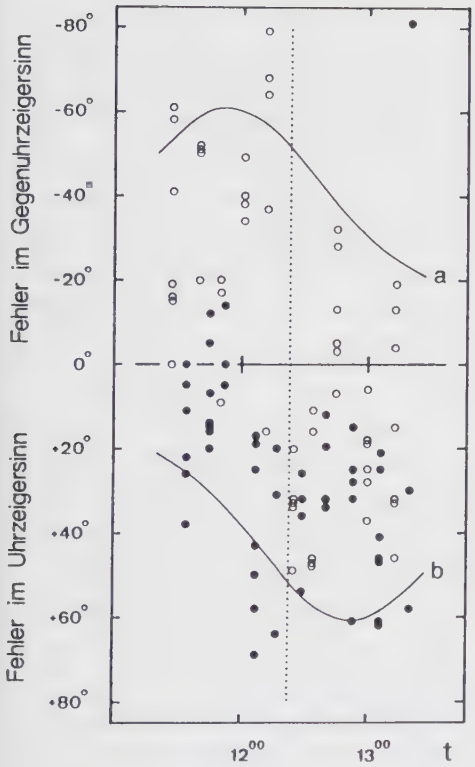


Bild 52: Feinanalyse der Serien $U_{5,6}$. Die Kurven a und b zeigen die erwarteten Richtungsfehler für um 1 h vor- bzw. nachgehende Uhren, aufgetragen gegen die Testzeit (t). Sie entsprechen der Ordinatendifferenz zweier um 2 h gegeneinander verschobener Sonnenazimutkurven. Eine vorgehende (nachgehende) Uhr führt zu Laufrichtungsfehlern im Gegenuhrzeigersinn (Uhrzeigersinn). 0°, Sollrichtung; punktierte Linie: Kulminationszeit der Sonne; o, ●: Lauffehler der Serie U_5 bzw. U_6. Die Laufzüge sind für eine einzelne Richtungsangabe nicht geradlinig genug. Für jedes Versuchstier sind deshalb die (maximal) 7 Messwerte der ersten 7 Laufabschnitte (vertikal angeordnet) angegeben.

Hoffmann (1960) bei Staren, Schmidt-Koenig (1958) bei Brieftauben und Braemer (1960) bei Fischen.

Insgesamt stützt das Versuchsergebnis die Vorstellung, dass Cataglyphis über eine endogene dämmerungssynchronisierte Uhr verfügt. Eine Absicherung durch weitere Daten wäre aber erwünscht. Läge ein grösserer Datenumfang vor, könnte mit der verwendeten Versuchstechnik der genaue Synchronisationszeitpunkt bestimmt werden; denn liegen die für ein Serienpaar gewählten gegensinnig verschobenen Lichtwechsel nicht symmetrisch zur Synchronisationszeit, verschieben sich die in Bild 52 gezeigten Fehlererwartungen in Ordinatenrichtung. Allerdings müsste eine Kontrollgruppe geführt werden, die dem natürlichen Lichtwechsel auszusetzen wäre, um zu prüfen, ob der Kompensationsmechanismus normalerweise einen Zyklus von genau 360° pro Tag generiert.

5.2 Unterkühlung

Serie U_9 diente dem Versuch, eine Desynchronisation der inneren Uhr durch Unterkühlung der Versuchstiere zu erreichen. 14 Tiere wurden um 10.22 Uhr ± 0,47 h gefangen und ab 12.00 Uhr in ihren Glastuben in ein Eis-Wasser-Gemisch von exakt 0°C getaucht. Bei dieser Temperatur erstarren die Tiere innerhalb einer Minute. 2 h später, um 14.00 Uhr, wurden die Glastuben abgetrocknet und der normalen Umgebungstemperatur ausgesetzt. In wenigen Minuten zeigten sich sämtliche Tiere wieder aktiv. Ihr Verhalten erschien vollkommen normal. Der Testlauf erfolgte um 15.16 Uhr ± 0,55 h unter dem orangen Plexiglas. Kurve a (Bild 53) gibt den Tagesgang der Sonne am Versuchstag (4.8.) wieder. Die Versuchstiere schätzten den Sonnenstand zur Testzeit mit einem Fehler von nur 1,0° ± 27,6° richtig ein. (Es handelt sich um den Mittelwert der phototaxiskorrigierten Laufrichtungen. Die unkorrigierten Daten ergeben mit 2,7° ± 21,6° praktisch dasselbe Resultat, da die Tiere von verschiedenen Futterplätzen stammten und dadurch zum Teil gegensinnige Sonnenwinkel einzuhalten hatten.) Hätte die Unterkühlung zu einem gänzlichen Stillstand der inneren Uhr geführt, wäre der Kompensationsmechanismus der Versuchstiere, vom 12.00 Uhr-Stand ausgehend, erst ab 14.00 Uhr weitergelaufen. Die Sonnenazimutschätzung hätte ungefähr nach Kurve b erfolgen müssen.

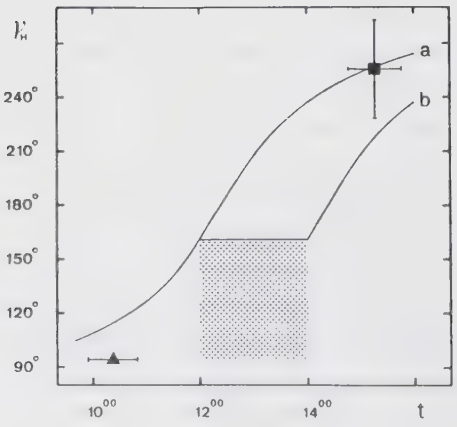


Bild 53: Serie U_9: Schätzung des Sonnenstandes zur Testzeit (■). a, Sonnenazimutkurve, zugleich Erwartung für eine temperaturunabhängige Uhr; b, um 2 h verschobene Sonnenazimutkurve: Erwartung für eine durch die Unterkühlung stillgelegte Uhr; ▲, mittlere Fangzeit; gerasterte Fläche: Haftphase bei 0°C; γ_H, Sonnenazimut; t, mitteleuropäische Zonenzeit.

Nach den übrigen Serien zu schliessen, ist über die Haftzeit von durchschnittlich 10.22 - 15.16 Uhr auf keinen Fall mit einem Kompensationsfehler von 40° zu rechnen, wie er der Differenz zwischen Erwartung und Messung zur mittleren Testzeit entspräche. Mit der Unterkühlungsmethode lässt sich offenbar die innere Uhr nicht nachweisen. Die grossen Temperaturschwankungen, die in den Biotopen von Cataglyphis regelmässig auftreten, machen eine weitgehend temperaturunabhängige Uhr sicher notwendig. Dass sie sich aber auch gegenüber 0°C als inert erweist, ist doch erstaunlich.[8] Renner (1957) konnte die innere Uhr von Bienen mit einer Absenkung der Temperatur auf 4 - 5°C schon deutlich beeinträchtigen.

6 Versuchsbedingungen und Orientierungsgenauigkeit

Abschliessend soll noch geprüft werden, ob sich Zusammenhänge zwischen der Orientierungsgenauigkeit und bestimmten Versuchs- oder Orientierungsbedingungen erkennen lassen. Als Mass für die Orientierungsgenauigkeit wird die mittlere Winkelabweichung (s) verwendet.

Duelli (1974) bot den Ameisen kleine Ausschnitte des Polarisationsmusters in verschiedenen Winkeln zur Sollrichtung. Die Tiere orientierten sich am genauesten bei freier Sicht in Sollrichtung. Bild 54 zeigt, dass dies bei der Sonnenorientierung nicht der Fall ist. Eingetragen sind in Bild 54 die Streuungen der nicht phototaxiskorrigierten Laufrichtungen. Die korrigierten Werte liefern qualitativ dasselbe Bild. Ob die Ameisen mit dem Rücken zur Sonne oder auf diese zulaufen, hat auf die Orientierungsgenauigkeit keinen Einfluss.

In Bild 55 sind die unter dem orangen Plexiglas getesteten A-Serien zusammengestellt. Es handelt sich um die Streuungen der phototaxiskorrigierten Laufrichtungen. Sowohl die sofort nach dem Fang getesteten als auch die über 1 und 2 h inhaftierten

---

[8] Biologische Rhythmen sind bei Tieren und Pflanzen schon in grosser Zahl gefunden worden. Unter ihnen sind speziell die circadianen (eine Periode von ungefähr 24 h aufweisenden) Rhythmen weitgehend temperaturunabhängig (Sollberger 1965).

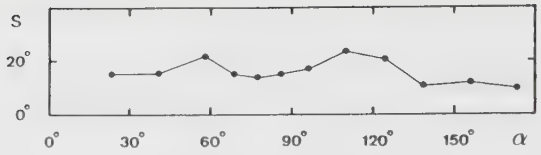


Bild 54: Mittlere Winkelabweichung (s) in Abhängigkeit vom Sonnenwinkel (α). Eingetragen sind die Streuungen der Datengruppe 1 von Serie A_2 (siehe Bild 23, S. 55). Alle Tiere wurden etwa bei derselben Sonnenelevation getestet (μ_o = 74,7° ± 2,8°); n = 76.

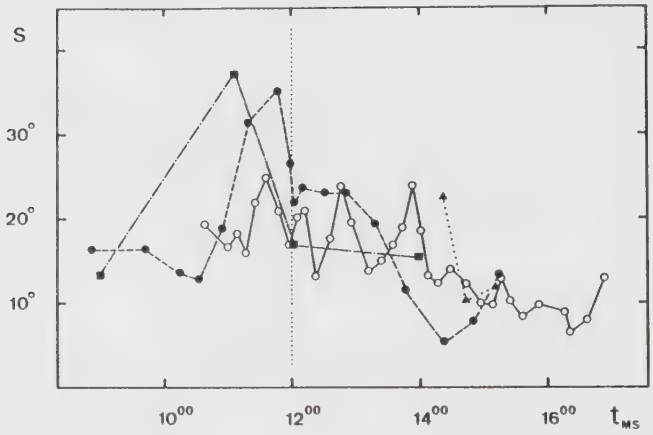


Bild 55: Laufstreuung bei der Sonnenorientierung. Um Serien mit verschiedenen Haftzeiten und Testdaten vergleichen zu können, werden die Streuungen auf die mittlere Haftzeit (in "Sonnenzeit", t_{MS}) bezogen.

Symbol	Serie	Gruppe	n	Haftzeit ± S.D. [h]
○——○	A_2		210	0,05 ± 0,02
●——●	$A_{3,5,6}$		237	1,0
■——■	A_4	1 - 4	38	2,0
▲·····▲	A_4	5	10	2,45 ± 0,26
		6	9	3,20 ± 0,17
		7	12	5,06 ± 0,06

Fein punktierte Linie: Kulminationszeit der Sonne.

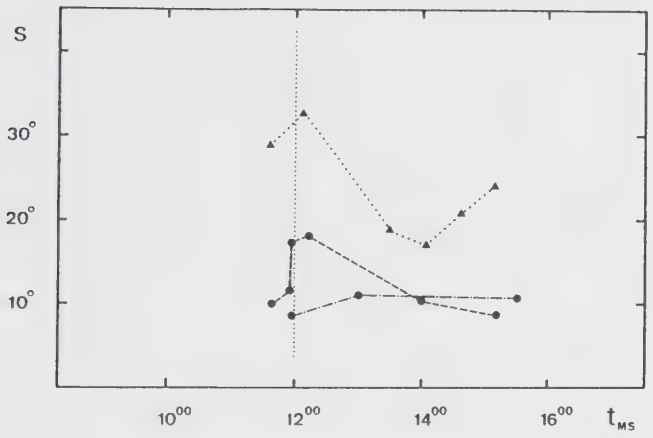


Bild 56: Laufstreuungen bei der Orientierung nach dem ganzen Himmelsmuster.

Symbol	Serie	Gruppe	n	Haftzeit ± S.D. [h]
●—●—●	SP_{3-6}		84	1,00
▲·····▲	SP_1	1	16	2,81 ± 0,21
		2	13	3,37 ± 0,18
		3	18	3,14 ± 0,23
	SP_2	4	12	3,84 ± 0,27
		5	10	5,03 ± 0,19
		6	8	5,64 ± 0,21
●—·—●	$P_{1,2}$		17	1,03 ± 0,05
	$P_{3,4}$		20	1,00
	P_5		10	0,52 ± 0,18

Gruppen streuen über die Mittagszeit am stärksten. Zwei Ursachen sind denkbar:

(1) Je höher die Sonne steht, desto schwieriger muss die Peilung ihres Azimutes sein. Die Spiegelserien S_1 und S_2 unterstützen diese Vermutung. Sie wurden gleichzeitig durchgeführt. Die unterschiedliche Streuung (vgl. Tab. 3, S. 59) muss auf den Höhenunterschied der gespiegelten Sonne zurückgeführt werden.

(2) Die Aenderungsrate der Azimutwinkelgeschwindigkeit ist über die Mittagszeit am grössten. Daher dürften die ge-

schätzten Kompensationswinkel dann am stärksten streuen. Die Tiere der Serie A_2 brauchten wegen den kurzen Haftzeiten keine Kompensationswinkel zu bestimmen. Der tageszeitliche Trend ihrer Streuung kann nur durch die erstgenannte Fehlerquelle bewirkt worden sein. Tatsächlich ist er schwächer als bei den übrigen Serien ausgebildet.

Bild 56 zeigt die Streuungen der unter dem UV-Plexiglas getesteten Tiere. Sie liegen deutlich niederer als jene der A-Serien (zumindest bei Haftzeiten nicht über 1 h). Ob daraus geschlossen werden darf, dass die Kompassorientierung nach dem grossflächigen Polarisationsmuster genauer möglich ist als nach der Sonne, bleibt wegen der Unvergleichbarkeit der Versuchsbedingungen fraglich. Das orange Plexiglas verfremdet die Umgebung für die Versuchstiere zusätzlich, was den Versuchsstress erhöhen dürfte. Der Phototaxiseffekt wird als Indiz dafür betrachtet (vgl. Kap. IV.4).

Im Gegensatz zu den A-Serien zeigen die "UV-Serien" eine Zunahme der Streuung mit der Haftzeit. Bei den Versuchen zum Zeitsinn (vgl. Tab. 17, S. 108), bei denen sehr lange Haftzeiten gewählt wurden, zeigt sich dieser Zusammenhang aber unter beiden Orientierungsbedingungen.

Berücksichtigt man die unterschiedlichen Haftzeiten, zeigen sich auch bei den UV-Serien die grössten Streuwerte über die Mittagszeit. Auch hier bietet sich die Aenderungsrate der Azimutwinkelgeschwindigkeit als Erklärung an.

IV DISKUSSION

1 Herkunft der subjektiven Sonnenazimutkurve

Aus den dargestellten Versuchen darf geschlossen werden, dass Cataglyphis über ein inneres Modell der Sonnenbewegung verfügt. Unabhängig davon, ob dieses Modell von früheren Generationen erworben wurde und jetzt genetisch fixiert weitergegeben wird oder ob nur Grundfähigkeiten vererbt werden, die erst in Kombination mit individuellem Lernen zum funktionsfähigen Himmelskompass reifen, bleibt die prinzipielle Frage, auf welche Weise Ameisen solche Information erlangen können. Die Erfahrung, dass sich Sonne und Himmelsmuster bewegen, kann auf mehrere Arten gemacht werden. Verharrt eine Ameise ruhig im Gelände, ändert sich der Sonnenstand bezüglich ihrer Körperausrichtung. In bekanntem Gelände verschiebt sich die Sonne gegenüber den vertrauten Landmarken. In beiden Fällen könnte direkt die Azimutwinkelgeschwindigkeit oder wenigstens die Azimutänderung über längere Zeiträume, also Azimutdifferenzwinkel, gemessen werden. Als weitere Erfahrungsmöglichkeit kommen Orientierungsfehler in Betracht. Eine Ameise, die ihren Weg über Vektorintegration kontrolliert, ohne dabei den Sonnengang zu kompensieren, könnte den zur Auslaufsdauer gehörigen Azimutdifferenzwinkel aus der Verschiebung zwischen dem errechneten und dem tatsächlichen Nestort bestimmen. Das könnte entweder anhand von Landmarken oder über die Vektorintegration des Suchlaufes geschehen. Die Periodenlänge der Azimutbewegung ist aus der Beobachtung erschliessbar, dass die Sonne immer etwa zur gleichen Tageszeit eine bestimmte Position im bekannten Landmarkenpanorama erreicht.

Einige Ueberlegungen, wie aus diesen Grunderfahrungen der Kompensationsmechanismus aufgebaut werden könnte, lassen sich an den gefundenen Kompensationsfehlern prüfen. Die Verrechnungsgrundlage, nach der die Ameisen kompensieren, wurde bisher etwas unscharf "subjektive Sonnenazimutkurve" genannt. Im Prinzip muss aber einem Mechanismus, der bei Ausläufen in unbekanntes Gelände (oder in Dunkelhaft) die Drehbewegung der Referenzrichtung konti-

nuierlich verrechnen kann, eine Azimutwinkelgeschwindigkeitskurve zugrunde liegen. Deshalb ist entscheidend, ob die benötigte Azimutwinkelgeschwindigkeit direkt gemessen und mit der entsprechenden Tageszeit verknüpft werden kann oder ob sie aus der Messung von Azimutdifferenzwinkeln abgeleitet werden muss. Im ersten Fall wäre eine jederzeit exakte Kompensation problemlos. Im zweiten Fall wären Kompensationsfehler nur unter Anwendung höherer Mathematik zu vermeiden:

Wird die Azimutdifferenz ω für 2 Zeitpunkte t_1 und t_2 gemessen, muss der Sonne im Zeitintervall $\Delta t = t_2 - t_1$ vorerst die mittlere Winkelgeschwindigkeit $\omega/\Delta t$ zugeordnet werden. Diese Durchschnittsgeschwindigkeit entspricht einer linearen Interpolation der Sonnenazimutkurve im Bereich t_1, t_2. Wird der Interpolationsprozess für ein konstantes Zeitintervall Δt über den ganzen Tag durchgeführt, entsteht eine Azimutdifferenzkurve, deren Form vom Zeitintervall Δt abhängt. Bild 57 zeigt, dass Azimutdifferenzkurven die Winkelgeschwindigkeitskurve besser beschreiben, je kleiner das Zeitintervall Δt gewählt wird. Uebereinstimmung ist nur zu erzielen, wenn Δt infinitesimal klein gewählt wird. Differenzierbar ist die Sonnenazimutkurve aber erst nach deren mathematischen Formulierung.

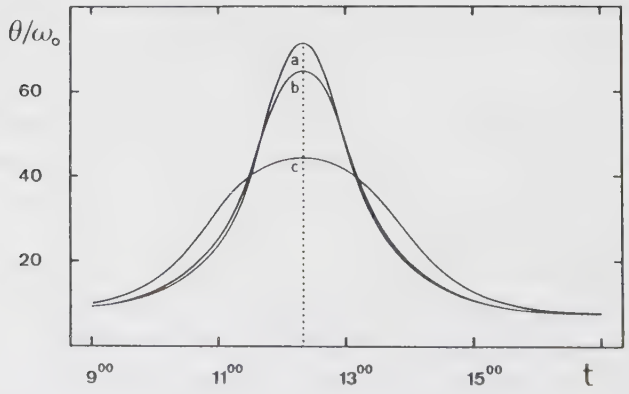


Bild 57: Azimutwinkelgeschwindigkeitskurve der Sonne (a) und deren Azimutdifferenzkurven für Δt = 1 h (Kurve b) und Δt = 3 h (c). Als Beispiel ist der Sonnengang vom 21.6. gewählt. θ, Azimutwinkelgeschwindigkeit [Grad/h] ; ω_o, Azimutdifferenzwinkel [Grad] .

Wie die gefundenen Kompensationswinkel zeigen, müssen den Ameisen weder mathematische Fähigkeiten dieser Art zugetraut werden noch können sie die Winkelgeschwindigkeit der Sonne direkt messen. Die Unterschätzung höherer sowie die Ueberschätzung niederer Winkelgeschwindigkeiten entspricht qualitativ der Erwartung für ein Interpolationsverfahren, das für die Winkelgeschwindigkeit nur eine Näherung zu liefern vermag. Die für 1 h inhaftierten Tiere eignen sich zur Prüfung, ob die von den Ameisen verwendete subjektive Winkelgeschwindigkeitskurve auch quantitativ der Azimutdifferenzkurve für ein bestimmtes $\Delta t \gg 0$ entspricht.[9] Bild 58 ermöglicht den Vergleich der Messwerte mit 3 frei gewählten Azimutdifferenzkurven. Die Abweichungen der Messwerte von Kurve a (Δt = 1 h) entsprechen zwar der Erwartung für ein Interpolationsverfahren. Die über die Mittagszeit geschätzten Kompensationswinkel liegen bei beiden Versuchstypen etwa im Bereich der Differenzkurve b. Das gilt jedoch morgens und nachmittags nicht. Bei Serie A_3 liegen die Werte sogar über der 6 h-Differenzkurve c. Sie decken sich folglich mit keiner der möglichen Differenzkurven. Das Ergebnis schliesst ein Interpolationsverfahren nicht aus, macht aber deutlich, dass die subjektive Winkelgeschwindigkeitskurve auf alle Fälle nicht durch ein systematisch über den ganzen Tag durchgeführtes Interpolationsverfahren gewonnen wird. Speziell die relativ starke Ueberkompensation morgens und nachmittags ist mit der Vorstellung nicht vereinbar, die Ameisen würden die interpolierten Winkelgeschwindigkeitswerte in eine Art inneres Koordinatensystem gegen die Zeit auftragen und damit die Azimutwinkelgeschwindigkeitskurve Punkt für Punkt festlegen. Einzelne Azimutdifferenzmessungen gewährleisten offenbar

---

[9] Eine gewisse Konfusion könnte sich vielleicht durch den Umstand ergeben, dass mit der Hafttechnik nicht die subjektive Azimutwinkelgeschwindigkeitskurve selbst, sondern wiederum nur deren Differenzkurve gemessen werden kann. Es sei deshalb noch einmal festgehalten, dass die gemessenen Kompensationswinkel mit der Azimutdifferenzkurve verglichen werden müssen, deren Δt der Haftdauer entspricht. Würden sie mit dieser übereinstimmen, dann hätten die Ameisen nach der tatsächlichen Winkelgeschwindigkeitskurve, also fehlerfrei kompensiert. Liegt ein Interpolationsverfahren vor, müssen die Kompensationswinkel einer Azimutdifferenzkurve für ein $\Delta t > 1$ h nahekommen.

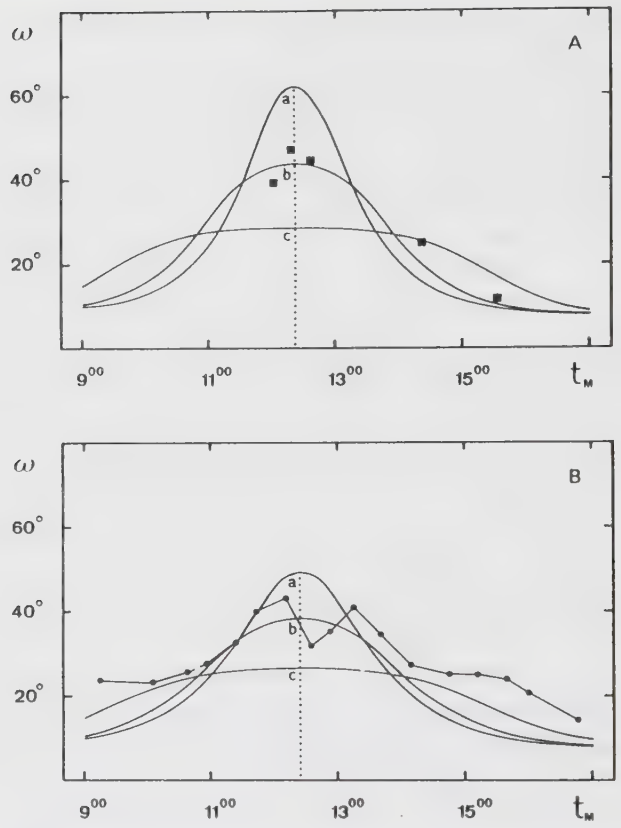


Bild 58: Vergleich der nach Haftzeiten von 1 h gemessenen Kompensationswinkel mit den Azimutdifferenzkurven der entsprechenden Jahreszeit für Δt = 1 h (Kurve a), Δt = 3 h (b) und Δt = 6 h (c); Teilbild A: Serien SP_{3-5}; Teilbild B: Serie A_3.

noch nicht, dass im betreffenden Zeitintervall künftig wenigstens im Rahmen einer Azimutdifferenzkurve "richtig" kompensiert wird, die etwa der durchschnittlichen Dauer der Ausläufe (Δt < 1 h [geschätzter Wert]) entspricht. Die interpolierten Winkelgeschwindigkeitswerte müssen auf indirektere Weise in den Kompensationsmechanismus eingehen. Wie dies geschieht, hängt von den Systemeigenschaften des Kompensationsmechanismus ab. Ohne eine spekulative Vorstellung über dessen materielle Grundlage zu entwickeln,

ist deshalb nicht einzusehen, wie Azimutdifferenzwinkelmessungen zur aufgefundenen subjektiven Azimutwinkelgeschwindigkeitskurve führen könnten:

Bei allen kompassbegabten Tieren vollzieht sich die Kompensation aufgrund eines endogenen Rhythmus (vgl. Kap. IV.2). Der sicher erstaunlichste Befund der vorliegenden Untersuchung, die relativ genaue Einschätzung des nächtlichen Sonnenstandes, belegt überzeugend, dass dies auch für Cataglyphis gilt. Man darf sich folglich vorstellen, dass im Nervensystem ein oszillierendes System (z. B. rückgekoppelte, biochemische Reaktionen oder elektrische Schwingkreise) ausgebildet ist, dessen Frequenz von der inneren Uhr festgelegt wird und dessen Amplitude (z. B. die Konzentration der Reaktionspartner oder das elektrische Erregungsniveau) das Mass der subjektiven Winkelgeschwindigkeit darstellt. Für dynamisch-zyklische Systeme solcher Art ist typisch, dass sie von äusseren Einwirkungen nicht punktuell, sondern immer ganzheitlich verändert werden. Interpolierte Winkelgeschwindigkeiten könnten also in solche "Einwirkungen" auf einen präformierten 24 h-Rhythmus überführt werden, so dass die subjektive Azimutwinkelgeschwindigkeitskurve etwa auf eine Weise entsteht, wie das Schwingungsbild eines Klanges, das sich durch die Ueberlagerung mehrerer Töne ergibt. (Es erscheint sicherlich angezeigt, Spekulationen in dieser Richtung abzubrechen, ehe der Gedanke aufkommt, Azimutdifferenzwinkel würden von den Ameisen als Sphärenmusik empfunden.)

Cataglyphis dürfte die subjektive Winkelgeschwindigkeitskurve individuell erlernen; denn würde die Kurve vererbt, wäre nicht recht einzusehen, weshalb die Erfahrungen vieler Generationen nicht zu einer genaueren Beschreibung der Sonnenbahn hätte integriert werden können. Gemessen an der kurzen Lebensdauer der einzelnen Individuen liegt es dagegen nahe, dass die subjektive Winkelgeschwindigkeitskurve stark von der Anzahl und der tageszeitlichen Lage der Azimutdifferenzwinkelmessungen abhängt.

Im Versuchsgebiet beschränkt sich die Aktivitätsperiode der Ameisen auf die wärmeren Tageszeiten. Um von möglichst früh morgens bis möglichst spät abends Kompensationswinkel messen zu können,

mussten die Versuchstiere schon Tage voraus zu diesen Zeiten gefüttert werden. Die im Versuchsgebiet festgestellte Aktivitätsperiode ist aber nicht unbedingt typisch für Cataglyphis. Nur wenige Kilometer von Maharès entfernt, sind die Ameisen oft sehr früh am Morgen aktiv, um über Nacht gestorbene Landasseln einzusammeln. Mehrere ökologische Faktoren könnten also mitentscheiden, wann und wo welche subjektive Azimutdifferenzwinkelkurve zu messen ist. Die gleiche Schlussfolgerung musste provisorisch schon in Kap. III.3 als mögliche Erklärung für die vorgefundene Entwicklung der Kompensationsfehler mit der Jahreszeit gezogen werden.

2 Der Himmelskompass bei anderen Tieren

Die bei den verschiedensten Tierarten vorgefundenen Kompassmechanismen sind keineswegs einheitlich. In diesem Abschnitt werden (ohne Anspruch auf Vollständigkeit) Einzelbefunde zusammengestellt, um einerseits die Variationsbreite der Mechanismen, andererseits die einheitlichen Grundzüge darzustellen.

2.1 Angeborene und individuell zu erlernende Komponenten

Strandbewohnende Gliederfüssler, Spinnen, Krebse, Asseln, Flöhe und Käfer fliehen bei Flut gegen das trockene Land und kehren bei Ebbe in die Nähe des Wassers zurück. Pardi, Papi und ihre Mitarbeiter wiesen nach, dass alle diese Tiere die dem Strandverlauf entsprechende Fluchtrichtung nach dem Himmelskompass finden. Den Amphipoden Talitrus saltator, Talorchestia deshayesei und Orchestia mediterranea ist sowohl die Fähigkeit, die Sonnenbewegung zu kompensieren, als auch die dem Heimatort gemässe Fluchtrichtung angeboren (Pardi 1960, Scapini & Pardi 1979). Im Labor ohne Sicht auf den Himmel aufgezogene Uferspinnen (Arctosa perita) fliehen hingegen im Freien zu allen Tageszeiten und unabhängig von ihrem Herkunftsort immer nach Norden. Ihnen ist offenbar der Kompensationsmechanismus angeboren, die ortsgemässe Fluchtrichtung muss aber erlernt werden (Papi & Tongiorgi 1963). Der Käfer Paederus rubrothoracicus muss nach der Ueberwinterung sowohl die

Kompensation als auch die Fluchtrichtung erlernen (Ercolini & Badino 1961, Ercolini 1961).
Braemer (1960) zog nordamerikanische grüne Sonnenfische (Fam. Centrarchidae) unter Dauerbeleuchtung auf. Dem Sonnenlicht ausgesetzt, waren einige von ihnen sofort zur Kompensation fähig, andere verhielten sich winkeltreu zur Sonne, betrachteten sie also als stillstehend, eine dritte Gruppe war desorientiert. Die zur Kompensation fähigen Individuen verrechneten die Sonnenbewegung auf Anhieb in der der nördlichen Breite des Versuchsortes entsprechenden Drehrichtung. Unter gleichen Bedingungen gehaltene tropische Cichliden (Aequidens portalgrensis) kompensierten einmal im Uhr-, einmal im Gegenuhrzeigersinn. Offenbar als Anpassung an ihren Herkunftsort, an dem die Drehrichtung der Sonne während des Jahres wechselt, müssen sie die richtige Drehrichtung erst erlernen.
Hoffmann (1953) konnte auch bei Staren eine angeborene Kompensationsfähigkeit nachweisen. Wie die Fische erbringen auch sie individuell unterschiedlich gute Resultate. Brieftauben ist die Fähigkeit zur Kompensation nicht angeboren (Wiltschko, Wiltschko & Keeton 1976). Bienen und einige Ameisenarten haben die Kompensation ebenfalls individuell zu erlernen. Brun (1914) konnte bei Lasius niger keine Kompensation der Sonnenbewegung feststellen. Bei der Wiederholung von Bruns Experimenten fand aber Jander (1957), dass sowohl Lasius niger als auch Formica rufa im Sommer sehr wohl zu kompensieren vermögen, nicht aber im Frühling bei den ersten Ausflügen nach der Winterruhe. Nach Raimann (1964) soll Formica rufa in einer langsam drehenden Arena innert 2 Tagen lernen, die scheinbare Bewegung einer feststehenden Lampe zu kompensieren. Dank Lindauer (1959) ist der Lernvorgang bei der Biene besonders gut untersucht. Junge, in unbekanntes Gelände versetzte Bienen zeigen zunächst eine winkeltreue Orientierung zur Sonne. Der Uebergang zu einer azimuttreuen Orientierung,(die durch die Kompensation der Sonnenbewegung ermöglicht wird), erfolgt nicht etwa durch automatische Reifungsprozesse, sondern ist von der Anzahl der Dressurflüge abhängig. Lindauers Bienen benötigten etwa 500 Flüge. Sie durften allerdings nur den nachmittäglichen Teil

des Sonnenbogens beobachten, wodurch die notwendige Anzahl Flüge vielleicht erhöht war. Angeboren ist ihnen, schon auf ihrem ersten Ausflug auf den Sonnenstand zu achten und die Tanzrichtung auf ihn zu beziehen. Lindauer sah eine Biene schon 17 min nach ihrer ersten Ausflugsmöglichkeit einen gerichteten Schwänzeltanz ausführen. Die ebenfalls unerfahrenen Kolleginnen verstanden sofort und fanden den Futterplatz.

2.2 Bezugsgrössen

Die in der Einleitung aufgezählten Hypothesen haben gezeigt, dass sich verschiedene Kompensationsmöglichkeiten ergeben, je nachdem welche Grössen der Sonnenbewegung gemessen werden können. In Betracht kommen u. a. die Parameter Azimut, Azimutwinkelgeschwindigkeit, Azimutbeschleunigung, Höhe, Höhenänderungsrate (Maximalhöhe, Bewegungsrichtung, Tageslänge, Periodenlänge). Beim Erlernen der Kompassorientierung können mehrere dieser Parameter eingehen. Im konkreten Orientierungsakt scheinen sich aber praktisch alle untersuchten Tiere ausschliesslich auf das Azimut der Sonne zu beziehen. Sie alle korrigieren ihren Sollwinkel zur Sonne kontinuierlich, entsprechend deren Azimutverschiebung, wobei diese nicht direkt am Himmel abgelesen wird (etwa durch Messung ihrer Winkelgeschwindigkeit), sondern über ein auf einer inneren Zeitbasis aufgebautes Modell der Sonnenbewegung bestimmt wird. Dies gilt auch für Bienen, wie Dyer & Gould (1981) kürzlich bewiesen: Dank ihres endogenen Modells der Sonnenbewegung können sich Bienen auch an völlig bedeckten Tagen über die Lage von Futterplätzen verständigen. Versuche von New & New (1962) erlauben denselben Schluss. Die Autoren beobachteten in den Tropen die Tanzrichtungen von Bienen an Tagen, an denen die Sonnenbahn in der Nähe oder genau durch den Zenit verlief. Obwohl der Sonne über die Mittagszeit kein Azimut zugeordnet werden konnte, tanzten die Bienen orientiert, und zwar nach einer subjektiven Sonnenazimutkurve, die nicht als Extrapolation der am Morgen noch messbaren Sonnenazimutkurve erklärt werden kann. Vielmehr änderten sich die Tanzwinkel mit der Geschwindigkeit, die sich aus einer Division

des gesamten Wanderwinkels der Sonne durch die Zeit ergibt, während der das Sonnenazimut für die Bienen nicht messbar war. Dies entspricht dem für Cataglyphis postulierten Interpolationsverfahren.

Was die Bezugsgrössen betrifft, scheinen einzig die von Braemer (1960) untersuchten Fische eine Ausnahme zu bilden. Er verschob ihre innere Uhr und prüfte sie dann unter der natürlichen Sonne. Wie andere auf gleiche Weise geprüften Tiere zeigten sie die durch die Desynchronisation zu erwartenden Richtungsfehler. Nur zur wahren Mittagszeit schwammen sie oft auch in die vor der Phasenverschiebung erlernte Richtung. Dass sie sich tatsächlich in einer Konfliktsituation befanden, taten sie durch aussergewöhnliche Verhaltensweisen kund. In diesem Fall zeigte sich ihre Richtungswahl nicht nur vom Sonnenazimut und vom Stand ihrer inneren Uhr, sondern auch von der Diskrepanz zwischen der nach ihrer Uhr zu erwartenden und der gesehenen Sonnenhöhe (oder, wie Braemer sich vorsichtigt ausdrückt, von einem mit der Sonnenelevation korrelierten Faktor) abhängig.[10]

Dass die Information "Sonnenhöhe" bei den übrigen untersuchten Tieren nicht in die Kompassorientierung eingeht, bedeutet nicht, dass die betreffenden Arten Lichtquellen unterschiedlicher Höhen nicht zu unterscheiden wüssten. Kiepenheuer (1971) konnte das Unterscheidungsvermögen von Formica polyctena für verschiedene Lampenhöhen messen, indem er die Tiere darauf dressierte, zu einer im Azimut feststehenden Lampe je nach deren Höhe unterschiedliche Laufrichtungen einzuhalten. Auch in positiv-phototaktischer Stimmung zeigte Formica unterschiedliche Präferenzen für Lichtquellen gleicher Intensität, aber unterschiedlicher Höhe. Bei Cataglyphis wirkt sich die Sonnenhöhe ebenfalls auf das photo-

---

[10] Es ist erstaunlich, dass dieser Befund ausgerechnet von Fischen vorliegt; denn wegen der Brechung des Lichtes an der Wasseroberfläche wird der mögliche Elevationsbereich der Sonne von 0° - 90° auf 41,2° - 90° komprimiert. (Bei Horizontstand der Sonne sieht der Fisch die Sonne in 41,2° Höhe.) Dadurch vermindert sich die bei hohem Sonnenstand und grosser Azimutwinkelgeschwindigkeit ohnehin kleine Elevationsänderungsrate zusätzlich, was die Beziehung Sonnenelevation/Sonnenazimut noch schwerer lesbar macht.

taktische Verhalten, nicht aber auf die Kompassorientierung aus.

Kiepenheuer dressierte seine Ameisen unter einer Lampe, die sich in einem der Sonnenbahn entsprechenden Bogen über die Laufarena bewegte. Die Tiere lernten die Bewegung der Lampe einigermassen zu kompensieren, wobei in diesem Fall ihre Richtungswahl tatsächlich von der Lampenhöhe abhing. Bewegte sich die Lampe auf einem horizontparallelen Kreis, wurde ihre Bewegung (entgegen dem Befund Raimanns) nicht kompensiert. Kiepenheuer schlägt deshalb ein Kompensationsmodell vor, das die Sonnenhöhe als notwendige Bezugsgrösse verlangt, meint aber selbst, dass sein Modell noch unter natürlichen Bedingungen zu überprüfen sei. Da er eine Orientierung nach Landmarken (vielleicht besser als Raimann) ausschloss, war keine Möglichkeit gegeben, die Beziehung zwischen Lampenazimut und Tageszeit über die veränderliche Position der Lampe bezüglich Landmarken zu erlernen. Einzig die Elevation der Lampe konnte mit der erlernten Laufrichtung verknüpft werden. Der Versuch zeigt zwar, dass die Ameisen in der speziellen Laborsituation die Nutzung des Parameters "Elevation" erlernen können, ist aber eher geeignet, die grosse Anpassungsfähigkeit der Ameisen zu erweisen, als Aufschlüsse über den Kompensationsmechanismus der in natürlicher Umgebung lebenden Ameisen zu liefern. Dasselbe gilt für die Arbeit Whitens (1972), die nachweist, dass auch Tauben in Landmarken-freier Umgebung die Elevation der Sonne beachten. Am plausibelsten scheint mir, dass die Elevation der Sonne von allen erwähnten Tieren durchaus mitgemerkt wird, im Konkurrenzversuch: "'falsche' Elevation gegen innere Uhr" die Zeitinformation aber höher bewertet wird und deshalb die Richtungswahl dominiert. Auch bei Fischen stellt die Elevation durchaus keine notwendige Bezugsgrösse dar. Sie wird aber im Konkurrenzversuch mit berücksichtigt, so dass es zur Wahl einer Kompromissrichtung, in stark widersprüchlichen Situationen sogar zu einer alternativen Richtungswahl kommt.

Bei keiner Tierart konnte bisher ein von einer inneren Uhr unabhängiger Kompensationsmechanismus festgestellt werden. Die circadiane Periodik, welche die "innere" Bezugsgrösse "Zeit" liefert,

ist eng mit allem Lebendigen verküpft und scheint in allen Fällen eine notwendige angeborene Grundlage für den Kompensationsmechanismus zu sein. Ihre grosse Bedeutung zeigt sich auch darin, dass bisher nur bei 2 Strandbewohnern, der Landassel Tylos latreillii und dem Krebs Talitrus nebst dem Sonnen- auch ein echter Mondkompass wahrscheinlich gemacht werden konnte (Papi 1960). Die Kompensation der Mondbewegung setzt eine zweite, auf die Mondperiodik geeichte Zeitbasis voraus. Eine solche ist am ehesten bei Strandbewohnern zu erwarten, deren Lebensrhythmus sowieso stark von den Mondphasen-abhängigen Gezeiten diktiert wird.

2.3 Der Kompensationsmechanismus als Rhythmus

Wie die allgemein verbreitete innere Zeitbasis erweist sich auch der Kompensationsmechanismus generell als endogener Rhythmus. Hält man kompassbegabte Tiere nämlich unter künstlich konstant gehaltenen Bedingungen, so dass alle Zeitgeber wegfallen, die ihn mit dem astronomischen Tag synchronisieren könnten, läuft der Kompensationsmechanismus selbständig weiter, typischerweise mit einer konstanten, aber etwas von 24 h abweichenden Periodenlänge (vgl. z. B. Schwassmann 1960, Papi & Syriämäki 1963). Obwohl der Sonnenzyklus zwischen den beiden Polarkreisen nie vollständig beobachtet werden kann, liegt es tierischer Organisation offenbar näher, den endogenen Rhythmus sukzessive zum morgendlichen Ausgangspunkt zurückzuführen, als ihn schlagartig zurückzustellen. Die selbständige Ergänzung des sichtbaren Tagesganges der Sonne geschieht aber nicht in einheitlicher Weise. Fische nördlicher Breiten (Braemer 1959), Stare (Hoffmann 1958), Bienen (Lindauer 1957) und Cataglyphis (vgl. Kap. III.1.4) kompensieren über 24 h im Gegenuhrzeigersinn, nehmen also eine nächtliche Sonnenwanderung im Uhrzeigersinn an. Der Krebs Talitrus (Pardi 1954), die Uferspinne Arctosa (Tongiorgi 1959), der Käfer Phaleria (Pardi 1957/58) und Tauben (Schmidt-Koenig 1961) kompensieren über Tag ebenfalls korrekt nach der sich im Uhrzeigersinn bewegenden Sonne, verhalten sich aber zwischen Sonnenuntergang und -aufgang so, als ob die Sonne von Westen wieder über Süden zurück nach Osten

wanderte. Für den Wasserläufer Velia currens liegen zu dieser Frage widersprüchliche Ergebnisse vor (Birukow 1957, Birukow & Busch 1957).

Die erwähnten Bienen Lindauers (1959), die nur nachmittags ausfliegen durften, konstruierten sogar allein aus dem halben Tagesgang der Sonne den ganzen Zyklus. Sie fanden auch am Morgen und in unbekanntes Gelände versetzt, wo sie sich nur nach dem Himmel orientieren konnten, den Futterplatz in der erlernten Azimut-Richtung.

Von einer Ausnahme berichten nur Papi & Syriämäki (1963). Sie studierten die nächtliche Sonnenorientierung verschiedener Populationen der vom Mittelmeerraum bis ins nördliche Finnland verbreiteten Uferspinne Arctosa cinerea. In Italien gesammelte und einem verschobenen Tag-Nacht-Rhythmus ausgesetzte Exemplare waren desorientiert, wenn sie in ihrer physiologischen Nacht der Sonne ausgesetzt wurden. Italienische Exemplare, die sie unter Beibehaltung des italienischen Tag- und Nachtwechsels nach Finnland transportierten und unter der dort sichtbaren Nachtsonne testeten, zeigten ebenfalls keine Vorzugsrichtung. In der Nähe des nördlichen Wendekreises lebende finnische Populationen waren aber fähig, den nächtlichen Sonnengang zu kompensieren.

Wie aus Kap. IV.2.1 hervorgeht, kann der Kompassrhythmus bei einigen Arten so vollständig im Erbgut festgelegt sein, dass er schon bei der Entwicklung des Organismus nach der genetisch festgelegten Ordnung seine volle Funktionstüchtigkeit erlangt, während er bei anderen Arten erst durch individuelle Erfahrung in Gang gesetzt wird. Die quantitative Verrechnung wird wohl in allen Fällen durch individuelle Erfahrung modifizierbar sein.

2.4 Erklärungsversuche und Probleme

Die verfügbaren Befunde zeigen, dass weder Goulds Extrapolationshypothese noch Kiepenheuers Kompensationsmodell (Sonnenelevation als notwendige Bezugsgrösse) die bekannten Kompassfähigkeiten befriedigend zu erklären vermögen. Die in Kap. I.6 aufgelisteten Hypothesen 4 und 5 treffen nicht einmal ansatzweise zu. (Das Kom-

pensationsproblem entfällt, wenn die Bewegung der Himmelsparameter direkt wahrgenommen werden kann.) Den breitesten Konsens vermag eine Vorstellung auf sich zu vereinen, die hier als Azimut-Hypothese bezeichnet wird. Nach ihr sind kompassbegabte Tiere für ihre Richtungsfindung nicht auf die Wahrnehmung von mit der Tageszeit korrelierten Eigenschaften des Himmelslichtes (Höhe der Sonne, spektrale Zusammensetzung, Intensität usw.) angewiesen, sondern können den zur Einhaltung einer konstanten Kompassrichtung nötigen tageszeitabhängigen Winkel zur Sonne anhand ihrer inneren Uhr und ihrer Kenntnis über die Bahn der Sonne kalkulieren. Das Sonnenazimut fungiert als Richtmarke, zu der der endogen berechnete Winkel eingestellt und kontrolliert wird. Kritik erwächst der Azimut-Hypothese vor allem von Braemer (1960). Mir scheint, gewisse Gegensätze lassen sich auflösen, wenn man in der Diskussion strikter zwischen den Vorgängen trennt, welche den Erwerb des Sonnenkompasses betreffen, und jenen, die sich beim konkreten Orientierungsakt erfahrener Tiere abspielen. In den ersten Problemkreis fällt die Frage, welche Parameter die quantitative Verrechnung der Sonnenbewegung beeinflussen (hier Eingangsgrössen genannt), in den zweiten, nach welchen Parametern sich die Orientierung richtet (Bezugsgrössen). In Kap. IV.2.2 wurde dargelegt, dass Fische zwar die Sonnenelevation genau genug beobachten, um von einer der Erwartung stark widersprechenden Sonnenhöhe irritiert zu werden, dass aber auch für sie das Sonnenazimut die eigentliche Bezugsgrösse darstellt. Insofern widerspricht Braemers Befund der Azimut-Hypothese nicht ernstlich. Hingegen hat noch niemand eine eventuelle Bedeutung der Sonnenelevation als Eingangsgrösse ausschliessen können. Die Gültigkeit der Azimut-Hypothese ist also auf den konkreten Orientierungsakt zu beschränken.

Noch wenig überblickbar sind die Eingangsgrössen, welche sich in den angeborenen Komponenten des Systems niedergeschlagen haben oder beim individuellen Erlernen des Sonnenkompasses eingehen. Die Probleme, welche hier noch anstehen, können zugleich mit der Besprechung von Mittelstaedts (1962) kybernetischem Sonnenkompassmodell dargestellt werden. Mittelstaedt hält es für experimentell

erwiesen, dass es Tiere gibt, die an allen Orten der Erde mehr oder weniger genau kompensieren, also den unterschiedlichen Verhältnissen sowohl nördlich und südlich als auch zwischen den Wendekreisen gerecht werden können. Er entwirft deshalb ein Wirkungsgefüge[11], das sich allen Jahreszeiten und Standorten auf der Erde anpassen kann, sofern es folgende Eingangsgrössen erhält: Tageszeit, Deklination der Sonne und geographische Breite (oder zu diesen Parametern proportionale Grössen). Experimentell gut belegt ist die Existenz einer inneren Uhr, welche die benötigte Tageszeit liefert. Sie braucht von Aussenfaktoren lediglich synchronisiert zu werden. Als wichtigster Zeitgeber wurde der Zeitpunkt der Abend- und/oder Morgendämmerung erkannt. Zu klären bleibt, welche äusseren Faktoren das Kompass-Wirkungsgefüge den beiden übrigen geforderten Eingangsgrössen entsprechend eichen könnten.[12] Mittelstaedt geht auf diese Frage nicht näher ein. Nur wenige

---

[11] Hierbei handelt es sich um einen rein kybernetischen Ansatz. Solche Ansätze wollen unabhängig von der materiellen Struktur des betrachteten Organismus nur die Funktionsprinzipien selbst ergründen, welche einer Verhaltensweise zugrunde liegen. Dazu werden mathematische Modelle entwickelt, die den möglichen Informationsfluss im Organismus quantitativ beschreiben. Die innere Organisation solcher Modelle, die Art der Verknüpfung der Subsysteme wird von Mittelstaedt (1954) als Wirkungsgefüge bezeichnet. Kybernetische Analysen dienen der biologischen Erkenntnisgewinnung, indem sie dem Experimentator exakt definierte Hypothesen zur Ueberprüfung liefern.
Welche Ambitionen Kybernetiker für die Zukunft hegen, verheimlicht Mittelstaedt (1961) nicht: "Und schliesslich kann man sicher sein, dass es das Ziel des Theoretikers - wenn auch hier schwer erreichbar - sein wird, das Modell durch ein System von mathematischen Gleichungen zu ersetzen, aus denen sich das Verhalten des Lebewesens exakt oder mit Wahrscheinlichkeit bestimmen liesse." Sicher ein hoffnungsloses Unterfangen, wenn positiv die komplexesten Handlungsmöglichkeiten der Organismen in reich strukturierter Umgebung interessieren, nicht aber, wenn ihre Reaktionsmöglichkeiten experimentell (z. B. in Skinner-Boxen, in denen Tiere lediglich eine Taste drücken oder nicht drücken dürfen) auf ein schlichtes Ja-Nein-Kriterium beschränkt werden. - Auch Tiere kann man zu automatenhaftem Verhalten erziehen.

[12] Das Beispiel der inneren Uhr zeigt, dass die als "Eingangsgrössen" angesprochenen Parameter nicht direkt exogen sein müssen. Aehnlich könnte ein verinnerlichter Jahresrhythmus den Sonnenkompass sukzessiv den jahreszeitbedingten Verhältnissen anpassen. Dies würde aber nichts an der Frage ändern, welche Faktoren einen solchen Jahresrhythmus ursprünglich im Organismus abgebildet haben und welche Faktoren ihn mit der Umwelt synchronisieren.

experimentelle Hinweise liegen vor:

(1) Braemer (1960) hielt 2 Gruppen grüner Sonnenfische längere Zeit unter künstlichem Lichtwechsel. Der einen wurde die Lichtphase einem Sommertag, der anderen einem Wintertag entsprechend bemessen. Die Sonnenhöhe wurde sowohl während der Dressur als auch während der Tests konstant gehalten. Die im kürzeren Wintertag gehaltenen Fische kompensierten in der gleichen Zeitspanne eine signifikant geringere Azimutbewegung der Sonne als die im Sommertag gehaltenen. Das Experiment beweist, dass der Parameter "Tageslänge" in den Kompensationsmechanismus dieser Fische eingeht. Dasselbe zeigten Birukow & Busch (1957) für Velia currens.

Mit der Beobachtung der Tageslänge allein ist das Problem noch nicht gelöst; denn diese hängt sowohl von der geographischen Breite als auch von der Jahreszeit (Deklination der Sonne) ab und liefert deshalb für keine der beiden Grössen eindeutige Werte.

(2) An dieser Stelle ist noch einmal zurückzukommen auf die in Kap. IV.2.2 erwähnte Untersuchung Braemers zum Richtungsverhalten phasenverschobener Fische. Braemer führte dieses Experiment zu 3 verschiedenen Jahreszeiten aus. Die 3 geprüften Fischgruppen zeigten das ambivalente "Mittagsverhalten" bei unterschiedlichen Sonnenhöhen dann, wenn die gesehene Sonnenhöhe etwa der Kulminationshöhe der entsprechenden Jahreszeit entsprach.

Braemer schliesst aus diesem Experiment, dass die Fische über die Beziehung Sonnenhöhe/Jahreszeit informiert sind, und vermutet deshalb, dass sie durch die Beobachtung von Tageslänge und Sonnenhöhe ihren Kompass für alle Orte und Jahreszeiten richtig eichen können. Dieser Schluss ist berechtigt, falls alle 3 Fischgruppen dem Kunstlichttag zur gleichen Jahreszeit ausgesetzt worden sind und damit keine Gelegenheit hatten, vor der Phasenverschiebung ihrer Uhr unterschiedliche Mittagssonnenhöhen zu erlernen. Ob eine solche Vorsichtsmassnahme getroffen wurde, geht aus der Arbeit nicht hervor. Ebenso fehlt eine statistische Absicherung der zwischen den 3 Versuchsgruppen gefundenen Unterschiede. Sollten die Fische tatsächlich durch Einbezug von Sonnenhöhe und Tageslänge

zu einer exakten Kompensation gelangen, müsste erstaunen, dass die Fische im unter (1) erwähnten Experiment durch die konstant gehaltene Sonnenelevation nicht irritiert wurden. Man könnte auch argumentieren, die Fische hätten vielleicht ihren Kompass nicht über Sonnenelevation und Tageslänge, sondern über das Parameterpaar Tageslänge und Aenderungsrate der Tageslänge geeicht. Diese beiden Grössen beschreiben die orts- und jahreszeitspezifischen Verhältnisse (mindestens pro Erdhalbkugel) ebenfalls eindeutig. Eine solche These verlangt aber nicht nur eine sehr genaue Zeitmessung, es ist auch fraglich, ob der durch Schaltuhren kontrollierte Kunstlichttag genau genug geregelt war, um die Fische nicht erst recht zu verwirren. Da keine Dämmerphase auftrat, fällt die in der Länge der natürlichen Dämmerphase enthaltene Information ausser Betracht.

In Bezug auf die geforderten Eingangsgrössen ist also Mittelstaedts Modell noch Hypothese. Experimentell abgesichert ist nur, dass bei Fischen und Velia die Tageslänge in den Kompensationsmechanismus eingeht. Dieser Faktor allein legt die verlangten Eingangsgrössen nicht hinreichend fest. Dasselbe gilt für Mittelstaedts Interpretation der beobachteten Kompassleistungen. Da er Tieren mindestens potentiell eine absolut korrekte Orientierung zutraut, entwirft er ein Wirkungsgefüge, dessen innere Ordnung der äusseren vollkommen entspricht. Die Folge ist, dass ein solchermassen ausgerüsteter Organismus nicht nur zu einer jederzeit richtigen Kompensation fähig sein darf, sondern zwingend den wirklichen geometrischen Verhältnissen gerecht werden muss. Dagegen ist einiges anzuführen:

(1) Mittelstaedts Modell impliziert natürlich keine vollkommen streuungsfreie Kompensation; systematische Fehler, wie sie für Cataglyphis nachgewiesen sind, dürften aber nicht auftreten. Gould (1980) fand bei Bienen ebenfalls systematische Fehler. Qualitativ entsprechen sie übrigens jenen von Cataglyphis (Unterschätzung der Sonnenbewegung über Mittag und Ueberschätzung am Nachmittag). Die von Lindauer (1957) beobachteten nächtlichen Tanzrichtungen von Bienen zeigen ebenfalls eine systematische Ueberkompensation. Die bei

den verschiedenen Tierarten gemessenen Kompensationswinkel sind zudem mit so grosser Streuung behaftet, dass für keine Art mit Sicherheit systematische Fehler ausgeschlossen werden können.

(2) Eine von Mittelstaedt (1962) selbst prophezeite Leistung konnte Edrich (1981) bestätigen. In der Nähe des Aequators beheimatete Bienen verrechnen nachts mehrheitlich richtig eine dem Tagesgang entgegengesetzt umlaufende Sonne. Zusätzlich zeigt diese Arbeit klar (obwohl Tänze von nur 10 Bienen vorliegen), dass die Bienen über Nacht keine durchschnittliche, sondern eine variierende Azimutwinkelgeschwindigkeit kompensieren. Wie erwähnt, zeigte Braemer (1960) auch für Fische, dass in der Nähe des Aequators beheimatete Arten nachts richtig eine entgegengesetzt dem Tag sich bewegende Sonne kompensieren und sich (mindestens tagsüber) auf den zweimal im Jahr erfolgenden Wechsel der Drehrichtung umstellen können. In nördlichen Breiten beheimatete Fische kompensieren dagegen, den örtlichen Verhältnissen entsprechend, Tag und Nacht in der gleichen Drehrichtung. Lindauer (1957, 1959) wies nach, dass Breiten-versetzte Bienen sich ebenfalls auf eine veränderte Sonnenbahn umstellen können, selbst wenn sich die Sonne entgegen der gewohnten Drehrichtung bewegt.
Die verblüffende Entdeckung, dass einige Tiere die nie erfahrene Drehrichtung der nächtlichen Sonnenbewegung richtig kompensieren, scheint zunächst Mittelstaedts Annahmen zu rechtfertigen, wird aber durch die Tatsache relativiert, dass es auch Tiere gibt, die nachts "verkehrt herum" kompensieren. Die in Kap. IV.2.3 aufgezählten Arten, welche nachts nach einer im Gegenuhrzeigersinn wandernden Sonne kompensieren, wurden allesamt nördlich des Wendekreises des Krebses geprüft und stammten auch von diesen Breiten, in denen die Sonne stets im gleichen Sinne umläuft. Bei diesen Arten entspricht das innere Modell der Sonnenbewegung also keineswegs den wahren geometrischen Verhältnissen. Tiere, welche nachts richtig kompensieren, könnten

folglich ebensogut "richtig spekuliert" denn "richtig gerechnet" haben. Auch Edrichs Befund, wonach Bienen nachts eine variierende Azimutwinkelgeschwindigkeit kompensieren, könnte so verstanden werden, dass der Sonnenzyklus über Nacht durch eine Art Spiegelung (oder ähnlicher Uebertragung) der beobachteten Tagessonnenbahn geschlossen wird. Die Frage, ob der Tagesgang der Sonne durch ein spekulatives oder ein systematisches Verfahren ergänzt wird, wäre nur zugunsten der zweiten Möglichkeit entschieden, wenn sich beispielsweise zeigen liese, dass Bienen nördlicher Breiten nach einer Versetzung an den Aequator nachts in entgegengesetzter Richtung zum Tag zu kompensieren begännen, ohne je (auch nicht tagsüber) eine Richtungsänderung der Sonnenbewegung erlebt zu haben.
Die Möglichkeit, sich auf eine veränderte Sonnenbahn umzustellen, wäre auch mit einfacheren Systemen, etwa dem für Cataglyphis vorgeschlagenen Interpolationsverfahren gewährleistet. Nur dürfte man erwarten, dass sich mit dem Mittelstaedtschen Wirkungsgefüge ausgestattete Organismen wesentlich schneller umstellen könnten.[13] In Aequatornähe lebende Fische haben Gelegenheit, die mit der Deklination der Sonne sich ändernden Parameter kontinuierlich zu beobachten, und sollten deshalb ohne Verzögerung auf die zweimal im Jahr erfolgende Umkehr der Bewegungsrichtung der Sonne reagieren können. Tatsächlich benötigen sie dazu aber mehrere Wochen (Braemer & Schwassmann 1963). Auch experimentell versetzte Tiere sollten sich relativ schnell (theoretisch mindestens innerhalb 24 h) am neuen Ort zurechtfin-

---

[13] Wenn man schnelle Umstellungsfähigkeit voraussetzt, könnte Mittelstaedts Wirkungsgefüge vor allem migrierenden Tiere grosse Vorteile bringen. Sie könnten nicht nur ihre Wanderung nach dem Sonnenkompass steuern, selbst wenn sie diese in kurzer Zeit über viele Breitengrade und selbst über den Aequator führt; sie könnten mit diesem System auch Positionsbestimmungen ausführen. Alle Versuche, eindeutig erwiesene Navigationsfähigkeiten auf optische Parameter des Himmels zurückzuführen, schlugen aber fehl.

den: Die geographische Breite folgt aus der spezifischen Kombination von Mittagssonnenhöhe und Tageslänge, die Längenversetzung entspricht der mittleren Zeitverschiebung von Sonnenauf- und untergang. Experimentell verfrachtete Tiere stellen sich aber ebenfalls erst nach längerer Zeit auf die neuen Verhältnisse um. Anfänglich zeigen sie entweder überhaupt keine systematische Orientierung oder eine Orientierung, die der am Heimatort gültigen Sonnenazimutkurve entspricht (Renner 1959, Hasler & Schwassmann 1960, Schmidt-Koenig 1963).

(3) Die von New & New (1962) bei Zenit-nahem Sonnenstand beobachteten Bienentänze müssten extrem streuen, aber im Mittel die Sonnenbahn korrekt wiedergeben, sobald das Azimut der Sonne der direkten Beobachtung nicht mehr zugänglich ist und aufgrund eines realitätsgerechten Kompensationsmodelles errechnet werden müsste; denn kleinste Fehler in der Einschätzung der Tageszeit oder der beiden anderen Eingangsgrössen müssten zu enormen Winkelfehlern führen. Beides trifft nicht zu: Die Tanzrichtungen streuen nicht stärker als zu anderen Tageszeiten, und ihr Mittelwert folgt nicht der wirklichen Sonnenazimutkurve.

(4) Ein letzter Einwand ist prinzipieller Natur: Mindestens standorttreue Tiere, die zwischen den Polarkreisen leben, erhalten nie Gelegenheit, Widersprüche zwischen ihrem inneren Kompensationsmodell und dem tatsächlichen nächtlichen Sonnenazimut zu erleben. Somit besteht weder eine Ursache, die in Richtung einer Anpassung des inneren Modelles an die nächtlichen Verhältnisse wirken könnte, noch würde eine solche Anpassung irgendwelche Vorteile bringen.

Weitere Untersuchungen, vor allem genauere Messungen der Kompensationsfähigkeit und Experimente zur Frage der Eingangsgrössen sind notwendig, um die Zahl theoretischer Möglichkeiten reduzieren zu können.

3 Identifikation und Bewertung der Bezugsreize

Die dargestellten Experimente sind nicht speziell auf die Fragen zugeschnitten, die durch die Ueberschrift dieses Abschnittes angesprochen werden. Es kann deshalb hier nur zusätzlich angefallenes Material zusammengestellt werden.

In den bisher geprüften Situationen orientiert sich Cataglyphis nur dann kompassgemäss, wenn sie entweder polarisiertes UV-Licht oder eine Punktlichtquelle sieht. Die übrigen Muster des Himmels lösen - isoliert geboten - keine Kompassorientierung aus, obwohl sie wahrgenommen werden können. Bienen orientieren sich dagegen auch nach dem Farbmuster kompassgemäss (van der Glas 1980).

Da die Phototaxiskomponente jeweils nach der hellsten Stelle ausgerichtet wird, muss Cataglyphis auch in einer diffusen Helligkeitsverteilung eine Vorzugsrichtung ermitteln können. Trotzdem führt sie eine Kompassorientierung nur gegenüber einer distinkten Lichtquelle aus. Formica rufa hält dagegen auch gegenüber einem diffusen Lichtschein ihre erlernte Kompassrichtung ein (Jander 1957).[14]

Bienen verhalten sich der Sonne gegenüber phototaktisch, wenn die Sonne nicht innerhalb eines bestimmten Helligkeitsmusters auftritt (Verheijen 1958). Sie erwarten offenbar einen bestimmten Kontrast zwischen Punktlichtquelle und Umgebung. Duelli (1974) vermutet, das phototaktische Verhalten seiner Versuchstiere gegenüber dem Mond könnte dieselbe Ursache haben, denn er prüfte die zur Ausschaltung der Windorientierung Antennen-amputierten Tiere ohne Wagen, so dass sie den Mond als hellen Punkt am schwarzen Nachthimmel sahen. Dagegen zeigten meine unter dem UV-Plexiglas laufenden Versuchstiere, dessen ganze Fläche durch Streulicht etwas erhellt war, eine kompassgemässe Richtungskomponente (vgl. Kap. III.1.4.2).

---

[14] Janders Ameisen lernten eine bestimmte Kompassrichtung bezüglich einer Punktlichtquelle einzuhalten. Nach der Dressur wurde die Lichtquelle entfernt und die Seitenwände der 8-eckigen Arena diffus asymmetrisch angestrahlt. Die Ameisen hielten dann zur hellsten Seitenfläche der Arena den gleichen Winkel wie vorher zu Punktlichtquelle ein.

Die angeführten Beispiele belegen, dass Organismen einen Reiz nur dann als Bezugsreiz für ein gerichtetes Verhalten akzeptieren, wenn dieser einer bestimmten Erwartung entspricht. Die Identifikation der Bezugsreize geschieht also durch den Vergleich der gegebenen Reizsituation mit einer inneren Repräsentation der erwarteten Reizsituation. Cataglyphis akzeptiert sowohl die gebotene Lampe als auch den Mond als Sonne. Ihr Suchbild "Sonne" ist offenbar recht tolerant gegenüber Intensität und Farbe des Reizlichtes. Eine nähere Spezifizierung des Suchbildes dürfte sich erübrigen, weil während der normalen Aktivitätsperiode und in der natürlichen Umgebung der Ameisen normalerweise keine andere Punktlichtquelle als die Sonne in Erscheinung tritt.

Mit jedem Verhalten, das in einem bestimmten Funktionszusammenhang steht, sind bestimmte Suchbilder bzw. die durch sie definierten Bezugsreize verknüpft. Gehören mehrere Bezugsreize demselben Funktionszusammenhang an, werden sie (meist unterschiedlich) bewertet. Die relative Bedeutung der einzelnen Bezugsreize lässt sich mit Konkurrenzversuchen abschätzen. Wird die Sonne durch Spiegelung in Widerspruch zum Polarisationsmuster gesetzt, dominiert bei Cataglyphis (Duelli 1974) und Formica rufa (Jander 1957) das Polarisationsmuster. Myrmica ruginodis und Tetramorium caespitum (Jander 1957) sowie Talitrus (Pardi & Papi 1953) messen der Sonne grössere Bedeutung bei. Bienen halten dagegen eine Kompromissrichtung ein (v. Frisch 1965). Werden Himmelsparameter und Landmarken in Konkurrenz gebracht, verhalten sich Bienen (v. Frisch 1965) und Cataglyphis (Wehner 1970) alternativ. Formica wählt dagegen eine Kompromissrichtung (Jander 1957).

Die Existenz einer dem Suchbild adäquaten Reizkonstellation führt nicht automatisch zur Auslösung einer bestimmten Verhaltensweise. Letztere ist an die Motivationslage des Tieres gebunden. Unvermeidliche Störungen der Motivationsabläufe durch die experimentellen Bedingungen mögen daher ebenso dazu beitragen, wie mangelnde Kenntnis der arttypischen Identifikations- und Bewertungsmassstäbe, dass Experimente mit künstlichen Reizkonstellationen oft negative oder schwer interpretierbare Ergebnisse liefern. Braemer & Schwassmann (1963) beobachteten z. B., dass Fische unter einer

bewegten Kunstsonne leicht eine Kompassrichtung erlernen und diese dann auch unter der natürlichen Sonne einhalten, dass aber das umgekehrte Experiment, Dressur unter der natürlichen Sonne und Test unter der Kunstsonne, fast nie gelingt. Die Fische verhalten sich dann winkeltreu zur Lampe.

4 Der Phototaxiseffekt

Auch die in dieser Arbeit angegangenen Fragen machten schwerwiegende Eingriffe erforderlich. Die Versuchstiere wurden eingefangen, längere Zeit in engen Gefässen gehalten und schliesslich unter den Versuchswagen gebracht, unter dem sie einen ungewohnt hohen und erst noch schwankenden Horizont sahen. Zusätzlich war in den meisten Fällen der einzige Ausschnitt ihrer gewohnten optischen Umwelt, der Blick durch die Wagenöffnung, auf die verschiedensten Weisen verändert. Das individuell unterschiedliche Verhalten der Versuchstiere unter dem Wagen (beschrieben in Kap. II.5) zeigt deutlich, dass diese Manipulationen an den Tieren nicht spurlos vorbeigehen. Vielmehr erstaunt es, dass unter solchen Bedingungen überhaupt noch die Motivation erhalten bleibt, die der beim Einfangen der Tiere unterbrochenen Verhaltenssequenz zugrunde lag. Die phototaktische Bewegungstendenz[15], die sich je nach Experiment in variabler Stärke zeigt, muss mit den Versuchsbedingungen zusammenhängen; denn bei ungestörten Ausläufen ist nichts Vergleichbares zu beobachten. Die zugrunde liegenden Zusammenhänge sind aber derart komplex, dass nicht einmal alle einflussnehmenden Faktoren genau definiert, geschweige denn streng determinierte Beziehungen zwischen bestimmten Reizen und der phototaktischen Reaktion abgeleitet werden können:
Bei Serie A_1 (oranges Plexiglas, Sonnenabdeckung) dominiert rein phototaktisches, nach dem Helligkeitsmuster ausgerichtetes Verhalten. In den Spiegelversuchen widerspricht das Helligkeitsmuster der gespiegelten Sonne. In dieser Situation wird die phototaktische Bewegungskomponente auf die gespiegelte Sonne ausgerichtet. Bei Versuchen mit dem orangen Plexiglas zeigt sich die Stärke der phototaktischen Bewegungstendenz von der Haftdauer ab-

hängig (vgl. Kap. III.1.4.1). Unter dem UV-Plexiglas ist selbst nach 48 h Haft kein Phototaxiseffekt feststellbar. Bei den E-Serien mit dem künstlich polarisierten Ausschnitt tritt er trotz UV-haltiger Beleuchtung auf. Phototaktisches Verhalten ist selbst bei Tieren zu beobachten, denen die über Horizont schauenden Augenteile (die untere Region ist an der Himmelsorientierung nicht beteiligt) überlackiert wurden (Fent 1980).
Quantitative Zusammenhänge zwischen einzelnen Reizparametern (Sonnenelevation und Sonnenwinkel) und der Stärke der phototaktischen Bewegungstendenz liessen sich zwar zeigen (Bild 25, S. 57), doch wird der Phototaxiseffekt zumindest auch noch von einem zeitlich vor dem Test liegenden Ereignis, der Haftdauer, beeinflusst. Diese Behandlung muss sich auf den inneren Zustand der Tiere ausgewirkt haben. Die Reaktion auf die gegebene Reizkonstellation wird also vom inneren Zustand des Tieres mitbestimmt. Die Stärke der phototaktischen Bewegungstendenz hängt offenbar von der tiersubjektiven Bewertung der Gesamtsituation ab. Es liegt deshalb nahe, den Phototaxiseffekt als Ausdruck eines Motivationskonfliktes zu verstehen: In der Versuchssituation persi-

---

[15] Ueberlagerungen phototaktischer und kompassgemässer Orientierung sind auch bei Experimenten mit anderen Tierarten, in ebenso variabler wie artspezifischer Weise gefunden worden. Pardi (1960) berichtet, dass sich bei den Amphipoden Talitrus und Talorchestia der kompassgemässen ebenfalls eine positiv-phototaktische Bewegungstendenz überlagert. Im Gegensatz zu Cataglyphis tritt der Effekt auch bei freier Sicht auf Sonne und Polarisationsmuster auf und führt bei einem Sonnenwinkel von 180° zu grosser Streuung. Einige Tiere bewegen sich dann sogar auf die Sonne zu, wodurch eine bimodale Verteilung entsteht. Im Labor, d. h. ohne Sicht auf den Himmel aufgezogene Tiere zeigen einen stärkeren Phototaxiseffekt als an der Küste gefangene. Nach Ercolini & Badino (1961) und Ercolini (1961) zeigt der Käfer Paederus rubrothoracicus ein Gemisch von kompassgemässer und negativ-phototaktischer Orientierung. Im Labor fanden die Autoren bei Verwendung einer Kunstsonne nur negativ-phototaktische Reaktionen. Von Kiepenheuer (1971) im Freien auf eine Kompassrichtung dressierte Arbeiterinnen von Formica polyctena reagierten unter einer künstlichen Lichtquelle ebenfalls nur negativ-phototaktisch. Jander (1957) fand, dass Formica rufa beim Erlernen einer Kompassrichtung bezüglich einer feststehenden Lampe zunächst phototaktische Fehler begeht. Befindet sich die Lichtquelle im frontalen Sehbereich, ergeben sich positiv-phototaktische, liegt sie im kaudalen Bereich, negativ-phototaktische Lauffehler.

stiert einerseits noch die Motivation, Futter einzutragen. Dies zeigen die Versuchstiere deutlich, indem sie das Beutestück, das sie während der Gefangenschaft oft ablegen, wieder aufnehmen, ehe sie starten. Mit dem Funktionskreis des Futtereintragens ist die kompassgemässe Orientierungsweise verknüpft. Andererseits tragen die verschiedenen Versuchsbedingungen mehr oder weniger zum Aufbau einer Fluchtmotivation bei, mit der - mindestens unter dem Wagen - eine positiv-phototaktische Orientierung verknüpft ist. Diese Interpretation wird durch den Umstand gestützt, dass die Fluchtreaktionen der Insekten häufig positiv- oder negativ-phototaktisch ausgerichtet sind. Da sich beide Orientierungsweisen überlagern können, ist zu folgern, dass sich die ihnen zugrunde liegenden Motivationen nicht notwendigerweise ausschliessen.
Die dargelegte Vorstellung legt nahe, rigorose Ausschliessungsexperimente wie z. B. Serie A_1 bei negativen Befunden nicht für beweisend zu halten und (konkret) nicht etwa anzunehmen, Cataglyphis könne sich nicht kompasstreu nach dem Helligkeitsmuster orientieren. Man beobachtet lediglich - und sollte die Aussage darauf beschränken - dass die entsprechende Verhaltensweise in der gegebenen Situation nicht auftritt.

V ZUSAMMENFASSUNG

Die Wüstenameise Cataglyphis bicolor verrechnet ihre Ausläufe in unbekanntes Gelände mit Hilfe eines Vektorintegrationsmechanismus, der sich zur Kurskontrolle auf den Himmelskompass stützt. Mit Haftexperimenten im Freiland wird untersucht, wie und wie genau sie dabei die Bewegung der Sonne zu kompensieren vermag.

Der Kompensationsmechanismus erweist sich als ein endogener circadianer Rhythmus. Er gibt die mit der Tageszeit variierende Azimutwinkelgeschwindigkeit der Himmelsrotation (auch über Nacht) recht - aber nicht ganz - genau wieder.

Da dieselben systematischen Kompensationsfehler auftreten, wenn die Sonne oder das Polarisationsmuster isoliert oder beide Bezugsreize zusammen geboten werden, darf angenommen werden, dass der Sonnen- und Polarisationsmusterkompass auf demselben Kompensationsmechanismus beruhen.

Bezugsgrösse der Kurskontrolle ist ausschliesslich die durch die Himmelsparameter ausgezeichnete Richtung in der Horizontebene. Die Sonnenhöhe beeinflusst die Richtungswahl nicht. Der für eine bestimmte Tagesperiode zu kompensierende Winkel wird nicht am Himmel abgelesen, sondern über den endogenen Kompensationsrhythmus bestimmt. Kompensationsfehler treten auf, wenn der Sonnenstand nicht mit bekannten Bezugsmarken in Verbindung gebracht werden kann. Ungestört auslaufende Tiere justieren ihren Kompensationsmechanismus mit Hilfe bekannter Landmarken regelmässig.

Die benötigte Zeitinformation wird vermutlich von einer inneren Uhr geliefert, die über den Tag- und Nachtwechsel mit dem astronomischen Tag synchronisiert wird.

Es liegen Indizien vor, dass die quantitative Verrechnung der Himmelsrotation individuell erlernt werden muss, indem in bekannten Landmarkenpanoramen die aktuelle Stellung der Bezugsrichtung mit memorierten verglichen und daraus die der Tagesperiode entsprechende mittlere Azimutwinkelgeschwindigkeit errechnet wird (Interpolationshypothese).

Das von Mittelstaedt (1962) vorgeschlagene Himmelskompassmodell wird diskutiert und für Cataglyphis abgelehnt.

Ein künstlich linear polarisierter Himmelsausschnitt wird richtig ins Polarisationsmuster des Himmels eingefügt, wenn sein E-Vektor horizontparallel liegt. Nicht horizontale E-Vektoren werden nicht im korrekten Winkel zur Sonne lokalisiert.

Cataglyphis kann auch den Mond als Bezugsreiz verwenden, besitzt aber keinen echten Mondkompass. Vielmehr interpretiert sie den Mond als Sonne, hält also zu seinem Azimut den Winkel ein, den sie zwischen dem aktuellen nächtlichen Sonnenstand und ihrer Sollrichtung vermutet. Ebenso verhält sie sich bezüglich einer nachts in beliebiger Himmelsrichtung gebotenen Lampe.

Von den Versuchsbedingungen abhängig, treten alle Uebergänge zwischen kompassgemässem und rein phototaktischem Verhalten auf. Der "Phototaxiseffekt" wird als experimentell induzierter Motivationskonflikt interpretiert.

VI ANHANG

1 Berechnung von Azimut und Elevation der Sonne

Eine Formel zur Berechnung des Sonnenazimutes (γ_H) lässt sich aus der Darstellung der Sonnenbewegung im Horizontsystem (vgl. Kap. I.4) herleiten. Bild 59 zeigt die relevanten Grössen. Die 3 Seiten des sphärischen Dreiecks PZS ergeben sich aus den Grössen δ (Deklination der Sonne), φ (geographische Breite des Beobachters) und μ_o (Sonnenelevation). Der Stundenwinkel γ_B^* (der in der Sonnenbahnebene gemessene Wanderwinkel der Sonne) ändert sich linear mit der Tageszeit. Der Winkel γ^* beschreibt die Himmelsrichtung, in der ein Beobachter (bei B) die Sonne sieht. Im Dreieck PZS gilt nach dem Sinussatz:

$$\cos \mu_o = \frac{\cos \delta}{\sin \gamma^*} \sin \gamma_B^* \qquad (16)$$

und nach dem Sinus-Kosinussatz:

$$\cos \mu_o = \frac{\sin \delta \cos \varphi - \cos \delta \sin \varphi \cos \gamma_B^*}{\cos \gamma^*} \qquad (17)$$

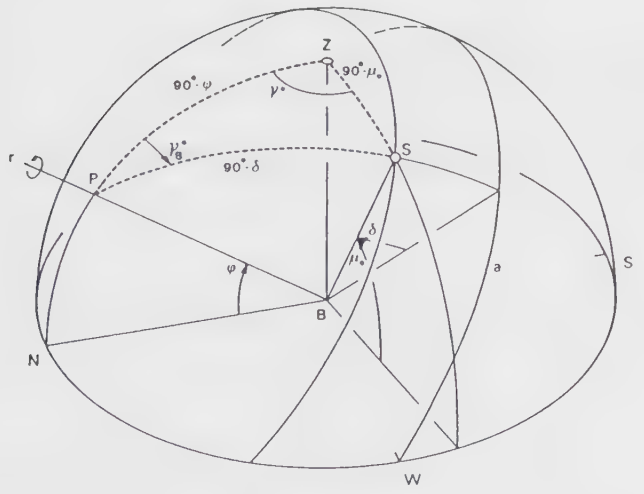


Bild 59: Berechnung von Azimut und Elevation der Sonne aus dem sphärischen Dreieck PZS. B, Standort des Beobachters; P, Himmelsnordpol; S, Sonne; Z, Zenit; a, Himmelsäquator; r, Rotationsachse der Erde; μ_o, Sonnenelevation; φ, geographische Breite; δ, Deklination der Sonne; γ_B^*, Stundenwinkel; γ^*, Mass für das Sonnenazimut.

Die Division der Formeln 16 und 17 ergibt:

$$\operatorname{tg} \gamma^* = \frac{\sin \gamma_B^*}{\operatorname{tg} \delta \cos \varphi - \sin \varphi \cos \gamma_B^*}$$

Damit in gewohnter Weise die Tageszeit von Mitternacht an und das Sonnenazimut von Norden aus im Uhrzeigersinn gezählt werden können, müssen noch folgende Transformationen durchgeführt werden:

$$\begin{aligned} \sin \gamma_B^* &= \sin (180^\circ + \gamma_B) = - \sin \gamma_B \\ \cos \gamma_B^* &= \cos (180^\circ + \gamma_B) = - \cos \gamma_B \\ \operatorname{tg} \gamma^* &= \operatorname{tg} (360^\circ - \gamma) = - \operatorname{tg} \gamma \end{aligned}$$

Dies ergibt:

$$\operatorname{tg} \gamma = \frac{\sin \gamma_B}{\sin \varphi \cos \gamma_B + \operatorname{tg} \delta \cos \varphi} \qquad (18)$$

Das Sonnenazimut (γ_H) ist damit bestimmt durch den Stundenwinkel, die geographische Breite des Beobachters und die Deklination der Sonne. Für eine eindeutige Zuordnung von $0^\circ \leq \gamma_B \leq 360^\circ$ zu $0^\circ \leq \gamma_H \leq 360^\circ$ müssen (wegen der Mehrdeutigkeit der arctg-Funktion) folgende Vorschriften beachtet werden:

für $0^\circ \leq \gamma_B \leq 180^\circ$ und $\gamma > 0^\circ$ gilt: $\gamma_H = \gamma$
für $0^\circ \leq \gamma_B \leq 180^\circ$ und $\gamma < 0^\circ$ gilt: $\gamma_H = 180^\circ + \gamma$
für $180^\circ \leq \gamma_B \leq 360^\circ$ und $\gamma > 0^\circ$ gilt: $\gamma_H = 180^\circ + \gamma$
für $180^\circ \leq \gamma_B \leq 360^\circ$ und $\gamma < 0^\circ$ gilt: $\gamma_H = 360^\circ + \gamma$

Soll das Sonnenazimut auf die Sonnenzeit (t_S) bezogen werden, so gilt:

$$\gamma_B = t_S \cdot 15^\circ/h$$

Soll γ_H in Abhängigkeit von einer bestimmten Zonenzeit angegeben werden, muss noch die durch die Zeitgleichung definierte Zeitverschiebung (z) sowie die Längendifferenz zwischen dem Standort des Beobachters und dem entsprechenden Zonenmeridian (λ) berücksichtigt werden:

$$\gamma_B = (t_S \pm \lambda \pm z) \cdot 15^\circ/h$$

δ und z können astronomischen Jahrbüchern entnommen werden.

Das Sonnenaufgangsazimut (γ_{HA}) errechnet sich nach:

$$\cos \gamma_{HA} = \frac{\sin \delta}{\cos \varphi}$$

Die Sonnenuntergangsrichtung (γ_{HU}) ist:

$$\gamma_{HU} = 360° - \gamma_{HA}$$

Der Seitenkosinussatz liefert für dasselbe Dreieck PZS eine Beziehung zur Berechnung der Sonnenelevation (μ_o):

$$\sin \mu_o = \sin\varphi \sin\delta - \cos\varphi \cos\delta \cos\gamma_B \qquad (19)$$

Für die Extremwerte der Sonnenelevation gilt:

$$\mu_o(\max) = 90° - \varphi + \delta$$
$$\mu_o(\min) = \delta + \varphi - 90°$$

2 Berechnung der Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne

Die Azimutwinkelgeschwindigkeit der Sonne (θ) zu einem bestimmten Zeitpunkt (t) ergibt sich aus der ersten Ableitung von Formel 18:

$$\theta(t) = \frac{\operatorname{tg}\delta \cos\varphi \cos\gamma_B + \sin\varphi}{(\sin\varphi \cos\gamma_B + \operatorname{tg}\delta \cos\varphi)^2 + \sin^2\gamma_B} \cdot 15°/h \qquad (20)$$

3 Berechnung von Azimutdifferenzkurven

Um die von den Ameisen über ihre Haftzeit geschätzten Kompensationswinkel (ω_S) mit der objektiven Sonnenbewegung vergleichen zu können, muss der Wanderwinkel der Sonne zwischen Fang- und Testzeit (ω_o) berechnet werden. Die beiden Grössen werden dann am besten auf die Haftzeitmitte (t_M) bezogen, also auf den Zeitpunkt nach Ablauf der halben Haftzeit (H/2). Die Funktion $\omega_o = f_{(t_M)}$ beschreibt die Ordinatendifferenz zweier um die Haftdauer gegeneinander verschobener Sonnenazimutkurven. Ich nenne sie deshalb Azimutdifferenzkurve. Ihre Formel lautet:

$$\omega_o(t_M) = \gamma_H(t_M + H/2) - \gamma_H(t_M - H/2)$$

Nach Einsetzen von Formel 18 und Umformung ergibt sich:

$$\operatorname{tg}\omega_o(t_M) = \frac{a \sin(\gamma_1 - \gamma_2) + b(\sin\gamma_1 - \sin\gamma_2)}{(a\cos\gamma_1 + b)(a\cos\gamma_2 + b) + \sin\gamma_1 \sin\gamma_2} \qquad (21)$$

mit: $\gamma_1 = (t + H/2) \cdot 15°/h$
$\gamma_2 = (t - H/2)\ 15°/h$
$a = \sin\varphi$
$b = \cos\varphi \operatorname{tg}\delta$

VII LITERATUR

Batschelet, E. (1965) Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythmus. Am. Inst. Biol. Sciences, Washington, D. C.

- (1972) Recent statistical methods for orientation data. In: Animal Orientation and Navigation, ed. Galler,S.R., Schmidt-Koenig,K., Jakobs,G.J., Belleville,R.E., National Aeronautics and Space Administration, Washington, D. C., p. 61-91.
- (1981) Circular statistics in biology. Acad. Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.

Beier,W. (1968) Beeinflussung der inneren Uhr der Bienen durch Phasenverschiebung des Licht-Dunkel-Zeitgebers. Z. Bienenforsch. 9: 356-378.

- & Lindauer,M. (1970) Der Sonnenstand als Zeitgeber für die Biene. Apidologie 1: 5-28.

Birukow,G. (1957) Lichtkompassorientierung beim Wasserläufer Velia currens F. (Heteroptera) am Tage und zur Nachtzeit. I: Herbst- und Winterversuche. Z. Tierpsychol. 13: 463-484.

- & Busch,E. (1957) Lichtkompassorientierung beim Wasserläufer Velia currens F. (Heteroptera) am Tage und zur Nachtzeit. II: Orientierungsrhythmik in verschiedenen Lichtbedingungen. Z. Tierpsychol. 14: 184-203.

Braemer,W. (1959) Versuche zu der im Richtungsgehen der Fische enthaltenen Zeitschätzung. Verh. dtsch. Zool. Ges. Münster 276-288.

- (1960) A critical review of the sun-azimuth hypothesis. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25: 413-427.
- & Schwassmann,H.O. (1963) Vom Rhythmus der Sonnenorientierung am Aequator (bei Fischen). Ergeb. Biol. 26: 182-201.

Brun,R. (1914) Die Raumorientierung der Ameisen. G. Fischer, Jena.

Chovnick,A. (1960) Biological clocks. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25

Coulson,K.L., Dave,J.V., Sekera,Z. (1960) Tables relatet to radiation emerging from planetary atmosphere with Rayleigh scattering. University of California Press, Berkeley, Los Angeles.

Duelli,P. (1971) Die Konkurrenz von Polarisationsmuster des Himmels, Mondazimut und Windrichtung bei der Wüstenameise Cataglyphis bicolor Fabr. im Zeitintervall zwischen Sonnenunter- und Sonnenaufgang. Diplomarbeit, Universität Zürich.

- (1972) The relation of astromenotactic and anemomenotactic orientation mechanisms in desert ants, Cataglyphis bicolor. In: Information Processing in the Visual Systems of Arthropods, ed. Wehner,R., Springer, Berlin, Heidelberg, New York, p. 281-286.
- (1974) Polarisationsmusterorientierung bei der Wüstenameise Cataglyphis bicolor Fabr. Dissertation, Universität Zürich.

Dyer,F.C., Gould,J.L. (1981) Honey bee orientation: A backup system for cloudy days. Science 214: 1041-1042.

Edrich,W. (1981) Night-time sun-compass behaviour of honey bees at the equator. Physiol. Entomol. 6: 7-13.

Ercolini,A. (1961) Ricerche sull'orientamento astronomico di Paederus rubrothoracicus Götze (Coleoptera, Staphylinidae). Boll. Zool. 28: 416-420.

- & Badino,G. (1961) L'orientamento astronomico di Paederus rubrothoracicus Götze (Coleoptera, Staphylinidae). Boll. Zool. 28: 421-432.

Fent,K. (1980) Die Bedeutung verschiedener Augenregionen für die Polarisationsmuster-, Sonnenkompass- und Landmarkenorientierung der Wüstenameise Cataglyphis bicolor (Formicidae, Hymenoptera). Diplomarbeit, Universität Zürich.

Frisch,K.v. (1948) Gelöste und ungelöste Rätsel der Bienensprache. Naturwiss. 35: 12-23, 38-43.
- (1950) Die Sonne als Kompass im Leben der Bienen. Experientia 6: 210-221.
- (1965) Tanzsprache und Orientierung der Bienen. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
Gebelein,H., Heite,H. (1950) Statistische Urteilsbildung. Springer, Berlin, Göttingen, Heidelberg.
Glas,H.W.v.d. (1980) Orientation of bees, Apis mellifera, to unpolarized colour patterns, simulating the polarized zenith skylight pattern. J. comp. Physiol. 139: 225-241.
Goldsmith,T.H., Wehner,R. (1977) Restrictions on rotational and translational diffusion of pigment in the membranes of a rhabdomeric photoreceptor. J. gen. Physiol. 70: 453-490.
Görner,P. (1958) Die optische und kinästhetische Orientierung der Trichterspinne Agelena labyrinthica (Cl.). Z. vergl. Physiol. 41: 111-153.
Gould,J.L. (1980) Sun compensation by bees. Science 207: 545-547.
Harkness,R., Wehner,R. (1977) Cataglyphis. Endeavour, N. S. 1: 115-121.
Hasler,A.D., Schwassmann,H.O. (1960) Sun orientation of fish at different latitudes. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25: 429-441.
Hoffmann,K. (1953) Die Einrechnung der Sonnenwanderung bei der Richtungsweisung des sonnenlos aufgezogenen Stares. Naturwiss. 40: 148.
- (1958) Die Richtungsorientierung von Staren unter der Mitternachtssonne. Z. vergl. Physiol. 41: 471-480.
- (1960) Experimental manipulation of the orientational clock in birds. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25: 379-387.
Jander,R. (1957) Die optische Richtungsorientierung der roten Waldameise. Z. vergl. Physiol. 40: 162-238.
Keeton,W.T. (1974) The navigational and orientational basis of homing in birds. In: Recent Advances in the Study of Behavior, ed. Lehrman,D.S., Hinde,R.A., Shaw,E., Acad. Press, New York, p. 47-132.
Kiepenheuer,J. (1971) Die Rolle verschiedener Reizparameter von Lichtquellen bei der Orientierung der roten Waldameise (Formica polyctena F.). Dissertation, Universität Frankfurt/M.
Kramer,G. (1950) Orientierte Zugaktivität gekäfigter Singvögel. Weitere Analyse der Faktoren, welche die Zugaktivität des gekäfigten Vogels orientieren. Naturwiss. 37: 188, 377-378.
Kretz,R. (1977) Verhaltensphysiologische Analyse des Farbensehens der Ameise Cataglyphis bicolor. Dissertation, Universität Zürich.
Kühn,H. (1919) Die Orientierung der Tiere im Raum. G. Fischer, Jena.
Leask,M.J.M. (1977) A physiochemical mechanism for magnetic field detection by migratory birds and homing pigeons. Nature 267: 144-145.
Lindauer,M. (1957) Sonnenorientierung der Bienen unter der Aequatorsonne und zur Nachtzeit. Naturwiss. 44: 1-6.
- (1959) Angeborene und erlernte Komponenten in der Sonnenorientierung der Bienen. Z. vergl. Physiol. 42: 43-62.
Meder,E. (1958) Ueber die Einberechnung der Sonnenwanderung bei der Orientierung der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 40: 610-641.
Mittelstaedt,H. (1954) Regelung in der Biologie. Regelungstechnik 2: 177-181.
- (1961) Die Regelungstheorie als methodisches Werkzeug der Verhaltensanalyse. Naturwiss. 48: 246-254.
- (1962) Control systems of orientation in insects. Ann. Rev. Entomol. 7: 177-198.
New, D.A.T., New,J.K. (1962) The dance of honey bees at small zenith distances of the sun. J. exp. Biol. 39: 271-291.

Papi,F. (1960) Orientation by night: The moon. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25: 475-480.
- Serretti,L., Parrini,S. (1957) Nuove ricerche sull'orientamento e il senso del tempo di Arctosa perita (Latr.)(Araneae, Lycosidae). Z. vergl. Physiol. 39: 531-561.
- & Syriämäki,J. (1963) The sun orientation rhythm of wolf spiders at different latitudes. Arch. ital. Biol. 101: 59-77.
- & Tongiorgi,P. (1963) Innate and learned components in the astronomical orientation of Wolf spiders. Ergeb. Biol. 26: 259-280.
Pardi,L. (1954) Esperienze sull'orientamento di Talitrus saltator (Montagu) (Crustacea, Amphipoda): L'orientamento al sole degli individui a ritmo nicti-emerale invertito, durante la "loro notte". Boll. Ist. Mus. Zool. Univ. Torino 5: 1-39.
- (1957/58) Esperienze sull'orientamento solare di Phaleria provincialis Faur. (Coleoptera): Il comportamento a luce artificiale durante l'intero ciclo di 24 ore. Atti Accad. Sci. Torino 92: 65-72.
- (1960) Innate components in the solar orientation of littoral amphipods. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25: 395-401.
- & Papi,F. (1953) Ricerche sull'orientamento di Talitrus saltator (Montagu) (Crustacea, Amphipoda). I. L'orientamento durante il giorno in una popolazione del litorale tirrenico. Z. vergl. Physiol. 35: 459-489.
Raimann,J. (1964) Lernvorgänge bei der Sonnenorientierung der roten Waldameise (Formica rufa L.). Verh. dtsch. Zool. Ges. Kiel 533-539.
Renner,M. (1957) Neue Versuche über den Zeitsinn der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 40: 85-118.
- (1959) Ueber ein weiteres Versetzungsexperiment zur Analyse des Zeitsinnes und der Sonnenorientierung der Honigbiene. Z. vergl. Physiol. 42: 449-483.
Sachs,L. (1974) Angewandte Statistik. 4. Auflage, Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
Santschi,F. (1911) Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les fourmis. Rev. Suisse Zool. 19: 303-338.
- (1923) L'orientation sidérale des fourmis, et quelques considérations sur leurs différentes possibilités d'orientation. I. Classification des diverses possibilités d'orientation chez les fourmis. Mém. Soc. Vaud. Sci. Nat. 4: 137-175.
Scapini,F., Pardi,L. (1979) Nuovi dati sulla tendenza direzionale innata nel l'orientamento solare degli anfipodi litorali. Atti Accad. Naz. Lincei, Rend. Sci. fis. mat. e nat. 66: 592-597.
Schmidt-Koenig,K.(1958) Experimentelle Einflussnahme auf die 24-Stunden-Periodik bei Brieftauben und deren Auswirkungen unter besonderer Berücksichtigung des Heimfindevermögens. Z. Tierpsychol. 15: 301-331.
- (1961) Die Sonnenorientierung richtungsdressierter Tauben in ihrer physiologischen Nacht. Naturwiss. 48: 110.
- (1963) Sun compass orientation of pigeons upon equatorial and trans-equatorial displacement. Biol. Bull. 124: 311-321.
- (1979) Avian orientation and navigation. Academic Press, New York, London.
Schneider,V. (1971) Grössenverteilung und Uebergangswahrscheinlichkeiten der Funktionstypen von Cataglyphis bicolor Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). Diplomarbeit, Universität Zürich.
Schöne,H. (1980) Orientierung im Raum. Wiss. Verlagsges., Stuttgard.
Schwassmann,H.O. (1960) Environmental cues in the orientation rhythm of fish. Cold Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25: 443-450.
Sekera,Z. (1956) Recent developments in the study of the polarisation of sky light. Advances in Geophysics 3: 43-103.

Sollberger,A. (1965) Biological rhythm research. Elsevier Publishing Company, Amsterdam, London, New York.

Tongiorgi,P. (1959) Effects of the reversal of the rhythm of nycthemeral illumination on astronomical orientation and diurnal activity in Arctosa variana C. L. Koch (Araneae, Lycosidae). Arch. ital. Biol. 97: 251-265.

Verheijen,F.J. (1958) The trapping effect of artificial light sources upon animals. Arch. neerl. Zool. 13: 1-107.

Wehner,R. (1968) Optische Orientierungsmechanismen im Heimkehrverhalten von Cataglyphis bicolor. Rev. Suisse Zool. 75: 1076-1085.

- (1970) Die Konkurrenz von Sonnenkompass- und Horizontmarkenorientierung bei der Wüstenameise Cataglyphis bicolor. Verh. dtsch. Zool. Ges. 16: 238-242.

- (1979) Mustererkennung bei Insekten: Lokalisation und Identifikation visueller Objekte. Verh. dtsch. Zool. Ges. 72: 19-41.

- & Duelli,P. (1971) The spatial orientation of desert ants, Cataglyphis bicolor, before sunrise and after sunset. Experientia 27: 1364-1366.

- & Lanfranconi (1981) What do the ants know about the rotation of the sky? Nature 293: 731-733.

- & Räber,F. (1979) Visual spatial memory in desert ants, Cataglyphis bicolor (Hymenoptera, Formicidae). Experientia 35: 1569-1571.

- & Srinivasan,M.V. (1981) Searching behavior of desert ants, genus Cataglyphis (Formicidae, Hymenoptera). J. comp. Physiol. 142: 315-338.

- Toggweiler,F. (1972) Verhaltensphysiologischer Nachweis des Farbensehens bei Cataglyphis bicolor. J. comp. Physiol. 77: 239-255.

Whiten,A. (1972) Operant study of sun altitude and pigeon navigation. Nature 237: 405-406.

Wiltschko,W., Wiltschko,R., Keeton,W.T. (1976) Effects of a "permanent" clock-shift on the orientation of young homing pigeons. Behav. Ecol. Sociobiol. 1: 229-243.

CURRICULUM VITAE

Bruno Carlo Lanfranconi

2.10.52	Geboren in Winterthur (ZH), als 3. der 5 Kinder von Giuliana und Peter Lanfranconi - Friedrich.
1959 - 1964	Primarschule in Luzern.
1964 - 1972	Realgymnasium in Luzern, Matura Typ C.
1972 - 1973	Verschiedene Hilfsarbeiten und Reisen.
1973 - 1978	Biologiestudium mit Haupfach Zoologie an der Universität Zürich, phil. Fakultät II. Diplomarbeit "Zur Sehfunktion der Ocellen bei der Honigbiene (Apis mellifera carnica)" unter der Leitung von Prof. Dr. R. Wehner.
1978 - 1982	Biologiestudium mit Hauptfach Zoologie an der Universität Zürich, phil. Fakultät II. Dissertation unter der Leitung von Prof. Dr. R. Wehner.
seit 1978	Assistent am Zoologischen Institut der Universität Zürich, Abt. Neurobiologie.

Dozentenverzeichnis (Vorlesungen, Uebungen, Praktika):

Akert,K., Bächli,G., Bachofen,R., Batschelet,E., Biegert,J., Birnstiel,M., Briegel,H., Brun,E., Burla,H., Chen,P.S., Cook, C.D.K., Deak,J., Dübendorfer,A., Eugster,C.H., Fischer,H., Hohl, H.-R., Humbel,R., Kägi,J., Kubik,St., Kubli,E., Kuhn-Schnyder,E., Kummer,H., Nievergelt,B., Nöthiger,R., Oswald,H.R., Perret,E., Rast,D., Rieber,H., Schneider,K., Tardent,P., Turner,D.C., Wagnière,G., Wanner,H., Wehner,R., Weissmann,Ch., Woodtly,O., Ziswiler,V.